

UNIVERSITÉ DE LYON

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE - N° 317

BIOCHIMIE DES MOLLUSQUES

THÈSE

POUR LE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

SECTION DE PHARMACIE

présentée et soutenue publiquement devant la Faculté de Médecine et de Pharmacie

le 2 Février 1942

PAR

Joannès BAYLE

Né le 22 Août 1912, à MONTBRISON (Loire)



LYON

BOSC Frères M. & L. RIOU

IMPRIMEURS-ÉDITEURS

42, Quai Gailleton, 42

—
1942

BIOCHIMIE DES MOLLUSQUES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

UNIVERSITÉ DE LYON

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE - N° 317

BIOCHIMIE DES MOLLUSQUES

THÈSE

POUR LE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

SECTION DE PHARMACIE

présentée et soutenue publiquement devant la Faculté de Médecine et de Pharmacie

le 2 Février 1942

PAR

Joannès BAYLE

Né le 22 Août 1912, à MONTBRISON (Loire)



LYON

BOSC Frères M. & L. RIOU

IMPRIMEURS-ÉDITEURS

42, Quai Gailleton, 42

—
1942

PERSONNEL DE LA FACULTE

Doyen honoraire	M. L. HUGOUNENQ.
Doyen	M. J. LEPINE
Assesseur	M. A. MOREL.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. LANNOIS, HUGOUNENQ, PIC, CONDAMIN, PAVIOT,
NICOLAS, VILLARD NOVE-JOSSERAND, TIXIER, COLLET, GAYET, CLUZET,
BERARD, COURMONT, GUIART, PIERY, CADE, THEVENOT Léon.

PROFESSEURS

Cliniques médicales	MM. FROMENT.
Cliniques chirurgicales	SAVY.
Clinique obstétricale et Accouchements	PATEL.
Clinique ophtalmologique	SANTY.
Clinique dermatologique et syphiligraphique	RHENIER
Clinique neurologique et psychiatrique	BONNET.
Clinique médicale infantile	FAVRE.
Clinique gynécologique	LEPINE J.
Clinique d'oto-rhino-laryngologie	MOURIQUAND.
Clinique urologique	COTTE.
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	REBATTU.
Clinique et prophylaxie de la tuberculose	CIBERT.
Clinique des maladies infectieuses	TAVERNIER.
Physique biologique, Radiologie et Physiothérapie	DUFORT.
Chimie biologique et médicale	CHALIER J.
Chimie organique et Toxicologie	PONTHUS.
Matière médicale et Botanique	FLORENCE.
Parasitologie et Histoire naturelle médicale	MOREL.
Anatomie	MANCEAU.
Histologie	GARIN.
Physiologie	LATARJET.
Pathologie interne	POLICARD.
Pathologie générale et thérapeutique	HERMANN.
Anatomie pathologique	CORDIER.
Chirurgie opératoire	D'HAUME
Médecine expérimentale et comparée et Bactériologie	MARTIN J.-F.
Médecine légale	X.
Hygiène	ARLOING (F.).
Pharmacie et Pharmacologie	MAZEL.
Hydrologie thérapeutique et Climatologie	ROCHAIX.
	LEULIER.
	GATÉ.

PROFESSEUR TITULAIRE SANS CHAIRE

Chargé d'un cours d'Embryologie	M. NOEL
---------------------------------------	---------

AGREGES

MM.	MM.	MM.	MM.
GABRIELLE	P. RAVAU	CLAVEL	FROMENT (R.).
CHAMBON	PIGEAUD	LEVRA	MARTIN (P.-E.).
REVOL	CROIZAT	BANSSILLON	MOUNIER-KUHN
ENSELME	DELORE	MALLET-GUY	BROUSSY
SEDALLIAN	JOSSERAND	ROMAN	PIFFAULT
CREYSEL	MORIN	PEYCELON	
DE ROUGEMONT	BERTRAND	JOURDAN	

EXAMINATEURS DE LA THESE

MM. CORDIER, *président* ; MOREL, *assesseurs*

ENSELME et REVOL.

La Faculté de Médecine de Lyon déclare que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner ni approbation ni improbation.

A MA FEMME, A MON FILS

A MON PERE, A MA MERE

En témoignage d'affectueuse reconnaissance.

A MES FRERES

A TOUS CEUX QUI NOUS SONT CHERS

AUX MEMBRES DE MON JURY

Monsieur le Professeur V. CORDIER

Professeur de Pathologie interne

Qui nous fait le grand honneur
de présider notre thèse.

Monsieur le Professeur A. MOREL

Professeur de Chimie organique

Dont nous nous souviendrons
durant notre existence comme du
Maître qui fut pour nous le plus
attachant et des plus honorés.

Monsieur le Professeur Agrégé J. ENSELME

Agrégé de Chimie biologique

Qui nous a inspiré le sujet de
cette étude. Par ses conseils pré-
cieux sa bienveillante sollicitude,
son aide constante, nos travaux fu-
rent une joie. Qu'il trouve ici l'ex-
pression de notre indéfectible re-
connaissance et de notre profond
dévouement.

Monsieur le Professeur Agrégé L. REVOL

Agrégé de Matière médicale

Dont nous suivîmes avec un si
grand intérêt les cours d'une for-
me si substantielle et si claire.

A MON CAMARADE ET AMI

le Docteur DELL

Qui fut un précieux auxiliaire
lots de traductions toujours diffi-
ciles des auteurs étrangers.

AVANT-PROPOS

Il existe peu d'ouvrages sur la Biochimie comparée.

Aussi M. le Professeur Agrégé ENSELME en nous confiant cette thèse a-t-il voulu nous faire rassembler les documents qui, avec ceux déjà réunis tendront à nous familiariser avec cette branche jusque-là peu connue de la Biochimie.

De nombreuses expériences sont réalisées en Pharmacodynamie au moyen des Mollusques. Par ce côté, nous resterons en contact avec les études pharmaceutiques et une connaissance plus approfondie de la Biochimie de ces animaux permettra une interprétation plus exacte des résultats.

Mais avant tout c'est pour nous le plus agréable des devoirs que de rendre ici hommage aux Professeurs de cette Faculté auxquels nous devons notre formation.

Notre reconnaissance va particulièrement aux Maîtres qui ont bien voulu être nos juges.

A Monsieur le Professeur CORDIER qui nous fait le grand honneur de présider notre thèse.

A Monsieur le Professeur Agrégé ENSELME qui nous a inspiré le sujet de cette étude. Par ses encouragements, ses conseils, son aide constante, notre travail s'accomplit avec grand intérêt. Qu'il trouve ici l'hom-

mage de toute notre reconnaissance, de notre profond dévouement.

A Monsieur le Professeur MOREL qui fut pour nous le plus attachant et le plus écouté d'entre tous nos Maîtres.

A Monsieur le Professeur Agrégé REVOL qui contribua tant à notre culture botanique et générale par ses cours si substantiels et concis.

A mon camarade et ami le Docteur DELL, mon collaborateur lors des traductions difficiles des auteurs étrangers.

BIOCHIMIE DES MOLLUSQUES

INTRODUCTION

Il semble tout d'abord surprenant qu'un tel sujet ait pu procurer matière à une thèse de pharmacie. Deux raisons ont guidé notre choix :

La première, afin d'apporter quelques nouvelles précisions à une branche jusque-là délaissée et aider ainsi à son édification ;

La seconde, afin d'expliquer plus complètement les réactions des invertébrés à la suite d'absorption de médicaments. Car l'interprétation des résultats n'est-elle pas en relation directe avec la connaissance aussi exacte que possible de la biochimie de ces animaux.

Et c'est par ce côté que nos travaux font appel aux connaissances acquises lors de notre formation en cette Faculté.

Il semble que les zoologistes modernes aient une conception nouvelle de la classification. En nous reportant au traité récent et tout spécialement à l'étude des invertébrés parue en langue anglaise à Cambridge (1), nous voyons que le règne animal est divisé en trois sous-règnes :

(1) Borradaile (L. A.), Potts (F. A.), Eastham (L. E. S.) and Saunders (J. T.). *The Invertebrata*, 1 vol., 725 p., 483 fig., University Press, Cambridge 1925.

1° Les protozoaires, qui sont sans aucune différenciation cellulaire ;

2° Les parazoaires ou spongiaires, uniques parmi les organismes pluricellulaires par la possession de cellules à collerette flagellée ;

3° Enfin, les métazoaires à cellules parfaitement différenciées.

Parmi les métazoaires, il convient de distinguer :

1) les coelentérés, dont la larve n'a que deux feuilletlets ;

2) les animaux à trois feuilletlets (triploblastiques) qui possèdent en plus un mésoderme.

Il semble que dans cette dernière catégorie il faille distinguer :

1° Un premier phylum comportant les annélides, les arthropodes et les mollusques. Il semble se caractériser par le plan de leur système nerveux central, le type et la position d'origine de leur mésoderme, le type de clivage de l'œuf et de la larve, que montrent les annélides et les mollusques, et la présence d'une cuticule et d'une segmentation que les annélides et les arthropodes ont en commun.

2° Un deuxième phylum qui comporte les échinodermes et les chordés. Ses membres ont un système nerveux central qui n'est pas sur le plan de celui des annélides et qui se singularise en retenant son épithélium. Ils montrent en commun un mode de formation du mésoderme, le clivage de leur œuf est d'un type différent de celui des précédents.

3° Il ne reste plus qu'un phylum de peu d'import-

tance, constitué par les plathelminthes et les némothelminthes.

D'autres classes d'animaux, telle que celle des brachiopodes, seront probablement rangées dans les phylums précédents.

Les Mollusques sont des animaux à coelome non segmenté, avec une tête généralement bien développée, un pied musculaire ventral et une masse viscérale dorsale, une peau douce qui recouvre en partie la masse viscérale par un repli : le manteau. Le manteau souvent sécrète une coquille et limite une cavité, la cavité du manteau, dans laquelle s'ouvrent l'anus, les reins, une paire de cténides, organes originellement utilisés pour la respiration. Ces animaux ont un canal alimentaire représenté par une masse buccale, des glandes salivaires et la radula, et toujours un estomac dans lequel s'ouvre une glande digestive ou hépato-pancréas. Ils présentent un système circulatoire avec un cœur, possédant un ventricule médian et deux oreillettes latérales, un système artériel et un système veineux s'élargissant souvent en une cavité, l'hémocèle. Leur système nerveux consiste en un anneau périœsophagien souvent concentré en ganglions cérébraux et ganglions pleuraux, une corde ou un ganglion pédieux et une boucle viscérale. Le coelum varie dans son développement, mais est toujours représenté par le péricarde, la cavité des reins qui communique avec le péricarde et la cavité des gonades.

La larve est du type trochosphère.

Les classes des Mollusques sont les suivantes :

1° Les amphineures, mollusques allongés avec sy-

métrie bilatérale, la bouche et l'anus étant à deux extrémités opposées, avec une tête sans tentacules et sans yeux. Le manteau contient des spicules de calcaire, parfois unis pour former une coquille. Le système nerveux n'a pas de ganglions définis, les cellules ganglionnaires étant distribuées au long de la corde nerveuse.

2° Les gastéropodes, mollusques avec une tête distincte, portant des tentacules et des yeux, un pied mou, une masse viscérale qui a subi un phénomène de torsion et qui le plus souvent sécrète une coquille formée d'une seule pièce, un système nerveux avec des ganglions. Parmi les gastéropodes, se trouve l'ordre des pulmonés, adaptés à la vie terrestre.

3° Les lamellibranches, mollusques qui ont un cœur à symétrie bilatérale. Le manteau est divisé en deux lobes égaux, chacun d'eux sécrétant une valve d'une coquille dont les deux valves sont réunies dorsalement par un ligament et rapprochées ventralement par un muscle adducteur. La tête est rudimentaire, les yeux, les tentacules sont absents. Il y a une paire de palpes labiaux, avec entre eux une bouche. Le pied est ventral, adapté à la progression dans la boue et dans le sable. Les sexes sont toujours séparés.

4° Les céphalopodes, mollusques à symétrie bilatérale, avec une tête bien développée, entourée d'une couronne de tentacules. Ils possèdent un siphon, organe musculaire, qui à l'origine est bilobé, il est employé pour l'expulsion de l'eau de la cavité du manteau. Ces animaux ont une ou deux paires de cnétides.

Le cœlome est le plus souvent bien développé, la portion génitale étant en continuité avec le péricarde. Typiquement, la coquille est divisée en chambres, et dans la dernière chambre vit l'animal, mais chez les représentants actuels des céphalopodes, cette coquille est atrophiée, devenue interne, et parfois même absente. Le système nerveux est nettement centralisé, les yeux très développés sont d'un type complexe. Les œufs ont un jaune abondant et se développent directement.

CHAPITRE PREMIER

LES GLUCIDES

A. — Digestion et Absorption

Nous donnerons avant d'aborder la digestion des glucides quelques notions sur l'Anatomie du tube digestif et de ses glandes annexes chez les mollusques. Nous décrirons ensuite rapidement la nourriture extrêmement variée ingérée par les différentes classes de mollusques. Il sera inutile de répéter à propos de la digestion des lipides et des protides les indications qui vont suivre.

La digestion chez les mollusques se réalise au moyen de :

1° Un canal digestif qui comporte une masse buccale, un œsophage et un intestin ;

2° Des glandes salivaires ;

3° Une glande digestive ou hépato-pancréas dont les produits aboutissent à l'estomac.

Selon la classe de Mollusques envisagés, la description en varie légèrement :

1° Chez *Helix*, que nous prenons comme type de Gastéropode, on a :

a) Un canal digestif qui commence par une masse buccale importante avec notamment un ensemble appelé radula qui porte des sortes de dents. Dans l'estomac se dissout la cellulose, ce qui est une adaptation

très spéciale à l'utilisation des végétaux. L'intestin termine le tube digestif, il s'abouche lui-même par le rectum au plancher de la cavité du manteau.

b) Les glandes salivaires sécrètent un mucus qui contient un enzyme actif sur l'amidon.

c) Le foie est composé de tubes dont le sommet est glandulaire. La paroi de ces tubes est ciliée ; ces cellules ciliées introduisent de petits fragments alimentaires dans les tubes hépatiques. Le fond des tubes est composé de cellules sécrétoires qui sont de trois types :

des cellules produisant un liquide brun, qui contient l'enzyme capable d'hydrolyser la cellulose ;

des cellules de résorption, le protoplasme des cellules végétales ayant été libéré de sa cellulose, s'introduit sous forme de granules dans les alvéoles hépatiques et y est digéré par des ferments protéolytiques intracellulaires.

Enfin, il existe des cellules sécrétoires calciques.

2° Les Lamellibranches, bien que possédant la possibilité de se mouvoir, sont le plus souvent fixés aux rochers et se contentent de retenir les éléments alimentaires qu'ils captent pendant la circulation de l'eau respiratoire. On trouve chez eux :

a) un tube digestif du type général, mais qui présente une particularité, retrouvée chez tous les Lamellibranches, et aussi chez quelques Gastéropodes végétariens. Ils possèdent dans l'intestin un diverticule dont les cellules sécrètent un style cristallin. Celui-ci, au fur et à mesure de son accroissement, gagne l'estomac où il se dissout. Il est composé de protides contenant et libérant un ferment amylolytique. Il peut être brisé et reformé périodiquement. Il représente sans doute une réserve toujours prête pour la digestion des glucides ;

b) la glande digestive n'a qu'une seule sorte de cellules ; elle retient les particules alimentaires et pratique une digestion intra-cellulaire ;

3° Les Céphalopodes, qui sont des animaux à squelette interne, possèdent de ce fait une grande mobilité et se comportent comme d'excellents chasseurs. Ils présentent :

a) un tube digestif, qui commence par une masse buccale bien armée, par une radula et des formations dentoïdes ; ces formations déchirent la proie qui est saisie et fixée par les tentacules ;

b) les glandes salivaires sont doubles ; les glandes postérieures ne sont pas digestives, mais elles possèdent un poison qui tue la proie saisie par l'animal ;

c) la glande digestive est composée de deux parties : une partie bilobée, le foie, qui sécrète des enzymes ; en outre, il se comporte comme une glande de réserve accumulant des produits qui lui viennent directement du tube digestif ; une portion diffuse et spongieuse, le pancréas, qui sécrète aussi des enzymes. Il est en outre parfois (Sepia) suspendu dans le sac rénal où il joue un rôle excréteur. Un seul conduit amène dans le tube digestif les produits mélangés de l'hépatopancréas.

Les mollusques, suivant leur classe, choisissent une nourriture très variable.

Les Lamellibranches absorbent les petites particules nageant dans l'eau : déchets organiques, algues. L'un d'eux, le *Teredo Navalis*, attaque le bois. A l'autopsie, on trouve son intestin rempli de fibre de bois.

Les Gastéropodes sont ou carnivores ou herbivores. Parmi eux, les Opisthobranthes, qui se déplacent très difficilement, se nourrissent des œufs d'autres animaux marins. Il faut signaler Strombus, qui, comme les Holothuries, avale de grandes quantités de sable, que l'on retrouve remplissant son intestin à l'autopsie.

Les Céphalopodes, bien armés sont surtout des animaux de proie.

Les Mollusques trouvent donc parmi ces nourritures variées une grande quantité de glucides, en particulier des composants cellulosiques, principale nourriture de l'Escargot, par exemple.

Ces glucides se retrouvent dans le canal digestif des mollusques. Claude Bernard en observant *Limax flavus* en digestion, constate la présence de sucre dans le contenu stomacal et dans le foie. Fait curieux, il constate l'écoulement par les canaux biliaires d'une substance sucrée et incolore qui devient de plus en

plus abondante pendant la digestion, puis est résorbée lentement dans l'estomac. Ces observations n'ont pas été retrouvées par d'autres auteurs. Biedermann explique ces affirmations de Claude Bernard en montrant que l'absorption des produits de digestion se fait chez certains mollusques, non seulement dans l'intestin, mais aussi dans le foie. Cet auteur, dans des expériences plus précises, observe une véritable remontée des substances glucidiques dans les canaux hépatiques. Il conclut que le foie doit être considéré comme une partie intégrante de l'intestin chez les mollusques; c'est dans le foie que se fait la presque totalité de l'absorption, du moins celle des glucides.

FERMENTS HYDROLYSANTS LES GLUCIDES

Claude Bernard déjà constate que le suc intestinal de *Loligo*, *Limax ostraca* est capable de scinder l'amidon. Une diastase semblable est retrouvée dans le foie d'*Octopus* et d'*Arion* par L. Frédéricq. Bourquelot trouve dans la sécrétion hépatique de l'Escargot un ferment scindant l'amidon en dextrine et en maltose. Mais le maltose ne serait plus scindé et serait résorbé comme tel; de même pour l'inuline. Des expériences de Biedermann prouvent l'existence chez certains mollusques d'une diastase lysant la cellulose. Cet auteur fait de nombreux essais où il voit littéralement disparaître les membranes cellulaires de végétaux sous l'action des sécrétions hépatiques de certains mollusques; les extraits de foie par contre n'auraient pas cette propriété. Et il en conclut à la formation

d'une « cytase » au moment de l'excrétion. Ces recherches ont été confirmées par E. Muller.

Dans sa thèse, Giaja résume le résultat de ses recherches sur les ferments des glucosides et des hydrates de carbone en un tableau où il tient compte aussi des résultats obtenus par Sellière et par Bierry et Ranc.

Les Mollusques étudiés sont les suivants :

- | | |
|-----------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Helix pomatia</i> ; | 11. <i>Trochus turbinatus</i> ; |
| 2. <i>Helix aspersa</i> ; | 12. <i>Haliotis tuberculata</i> ; |
| 3. <i>Helix nemoralis</i> ; | 13. <i>Bussinum undatum</i> ; |
| 4. <i>Helix hortensis</i> ; | 14. <i>Doris tuberculata</i> ; |
| 5. <i>Arion rufus</i> ; | 15. <i>Tapes decussatus</i> ; |
| 6. <i>Testacella haliotidea</i> ; | 16. <i>Pecten maximus</i> ; |
| 7. <i>Planorbis corneus</i> ; | 17. <i>Mya arenaria</i> ; |
| 8. <i>Lymnea stagnalis</i> ; | 18. <i>Venus verrucosa</i> ; |
| 9. <i>Aplysia punctata</i> ; | 19. <i>Mytilus edulis</i> . |
| 10. <i>Patella vulgata</i> ; | |

L'amygdaline a été retrouvée chez tous ces Mollusques. La salicine a été retrouvée chez 1, 2, 3, 4, 5, 9, 10, 12, 18. L'arbutine, la coniférine, l'esculine, la gentiopiocrine, l'hélicine, la populine, la floridzine ont été retrouvées chez 1, 2, 3, 4. Le lactose chez 1, 2, 3, 4, 5, 9.

Le maltose chez 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9.

Le saccharose chez 1, 2, 3, 9.

Le raffinose, la galactine, le mannogalactane, de fenu-grec, le mannane de phytelephas, le mannane de dattier chez 1, 2.

Le méthylglucoside, l'acide lactobionique, le phényllactosanone, l'acide maltobionique, le phénylmaltosazone, la cellulose, le stachyose, le rhamninoze, le gentianose, le lactose-urée chez *Helix pomatia*.

Le xylane chez 1, 2, 3, 5, 10 ; il n'est pas hydrolysé chez 13.

La convolvuline, la quercitrine, la solanine, le myronate de potassium, ne sont pas hydrolysés par 1, 2, 3, 4.

Des recherches plus récentes étudient l'action des sécrétions des Mollusques sur les substances cellulosiques.

Karrer, en 1924, extrait de la sécrétion biliaire et du suc gastro-intestinal d'*Helix pomatia* un mélange d'enzymes qui agissent sur la lichénine ou « cellulose de réserve ». Une première enzyme transformerait la cellulose de réserve en cellobiose; il l'appelle la « reserv cellulase »; une seconde enzyme qui dégrade la cellobiose et qu'il appelle la « cellobiase ». Le mélange de ces deux enzymes constitue la « lichenase ». Karrer sépare cette lichenase par dialyse des autres ferments digestifs et constate, par des méthodes titrimétriques, polarimétriques et la formation de l'osazone, qu'elle transforme quantitativement la cellulose de réserve en glucose.

Zie, dans ses études sur des dérivés de la cellulose, constate que le suc gastrique d'*Helix pomatia* désagrège rapidement l'éther glycolique de la cellulose solubilisée dans l'eau. Ce substrat n'est cependant pas solubilisé complètement. Des solutions de suc gastrique diluées au 1/2.000 peuvent être chauffées pendant 5 à 10 minutes à 100° sans perdre cette activité.

B. — La mise en réserve

Les glucides, chez les mollusques, sont stockés sous forme de glycogène, non seulement dans le foie, mais aussi dans d'autres organes, en particulier les organes sexuels.

La présence de glycogène dans le foie a été signalée la première fois par Picard en 1874 chez le Seiche et le Calmar. Il trouve 200 mgr. de glycogène pour 100 gr. d'organe frais. Kruckenberg signale le glycogène dans le foie d'*Helix pomatia* et d'*Arion ater*. Il observe sa disparition rapide pendant le jeûne. Barfurth fait des observations semblables et note la réapparition de glycogène 9 à 10 heures après l'absorption de nourriture. Il dose chez l'Escargot et trouve 3,4 à 6,4 %, ce qui représente au moins un tiers du glycogène total du corps. La fonction glycogénique du foie est donc bien établie.

Cependant, Henze, en 1909, ne retrouve pas de glycogènes dans le foie et le muscle de la Poulpe. Il se demande si chez certains mollusques, le métabolisme glucidique ne se fait pas par les pentoses et il pense au xylose en particulier. Par la suite, Starkenstein et Henze trouvent du glycogène dans le foie et le muscle d'*Octopus*. Chaigne, dans des recherches récentes, sur *Sepia filliouxii* et *Sepia officinalis*, dose le glycogène dans les différents organes. Il indique les chiffres suivants :

Chiffres en mgr. pour 100 gr. de tissu frais

Organes	Mai	Juin	Octobre
Foie.	32- 45	25- 59	116-168
Pancréas	128-160	53-196	104-135
Muscle	20-111	53-465	71-158
Branchies	153-205		58- 93
Corps fungiforme	60	98 b	141-168
Cœurs branchiaux			
Organes nidamentaires :			
blancs ♀	281-545	108	38
rouges ♀		792	
Organes reproducteurs ♂			65

Chaigne conclut que l'on trouve le glycogène dispersé dans la plupart des organes et non localisé dans le foie et le muscle comme chez les Mammifères. Il signale une surcharge en glycogène des organes sexuels, surcharge surtout importante au moment de leur développement.

C. — Catabolisme au niveau du Muscle

Les glucides jouent un rôle primordial dans les phénomènes chimiques de la contraction musculaire. On peut résumer ainsi la conception actuelle du catabolisme des glucides ; celui-ci s'opère en trois phases :

1° Phase anaérobie : formation à partir du glycogène d'hexophosphate par phosphorylation ; scission qui donne l'aldéhyde phosphoglycérique, d'où l'on passe par oxydation d'abord à l'acide phosphoglycérique 3, puis à l'acide phosphoglycérique 2, passage ensuite à l'acide phosphopyruvique, une déphosphorylation amène à l'acide pyruvique qui se transforme en acide lactique par hydrogénation. Cette phosphorylation s'opère au début grâce au phosphagène et à l'acide adénosine triphosphorique. Au moment de la déphosphorylation, le phosphagène est reconstitué ;

2° Phase aérobie. Une partie de l'acide lactique est brûlée par une voie plus ou moins compliquée en produisant du CO^2 et de l'eau ;

3° Phase de resynthèse du glycogène à partir de l'acide lactique.

Ces différentes étapes et les différents mécanismes chimiques entrant en jeu ont été étudiés chez les Mollusques par de nombreux auteurs. Cette étude est d'ailleurs très fragmentaire et beaucoup de points restent à préciser.

1° *Le glycogène du muscle.*

Henze, après de premières recherches qui avaient été négatives, trouve en 1909 des quantités assez importantes de glycoprotéines dans le muscle des mollusques et pense que ces substances constituent la réserve glucidique du muscle utilisée pour la contraction musculaire. En 1912, Starkenstein et Henze, étudiant le muscle d'*Octopus* et d'*Aplysia*, y décèlent du glycogène. De nombreux auteurs, depuis, ont dosé le glycogène du muscle chez différents mollusques. Bradley et Kellersberg trouvent 4,6 % de glycogène dans les muscles de *Pecten*. Albrecht trouve 1,9 % de glycogène dans le muscle adducteur de *Pismo*.

Jansen en 1913, Ackermann en 1921, Daniel et Doran en 1926, isolent le mythilitol du muscle de *Mytilus*.

Boyland, dans un article récent, étudie les muscles adducteurs de *Pecten*, qui sont au nombre de deux, un muscle large, translucide, d'activité importante; l'autre petit, opaque et peu actif. Le muscle large sert surtout aux mouvements d'ouverture et de fermeture, le petit muscle sert à maintenir la coquille fermée.

Boyland prépare différents extraits musculaires :

a) Un extrait du muscle au repos : après avoir arraché le muscle, il en fait une extraction par l'alcool à froid, selon la technique de Fleischer et Hopkins ;

b) Un autre échantillon musculaire est stimulé jusqu'à la fatigue (plus de réponse à la stimulation); puis il en fait un extrait comme ci-dessus ;

c) Un autre échantillon musculaire est laissé au repos en présence de chloroforme pendant 6 heures pour produire la raideur ;

d) Un dernier échantillon enfin est placé dans une solution de phosphate disodique pendant 24 heures pour obtenir une formation maxima d'acide lactique.

Voici quelques extraits des chiffres obtenus par Boyland (ces résultats nous serviront aussi ultérieurement lorsque nous étudierons l'acide lactique dans le muscle).

Muscle large adducteur de *Pecten opercularis*

Etat du muscle	Acide lactique %	Glycogène %	Glucides %
Au repos	0,07	3,86	0,06
Fatigué.	0,08	3,16	0,04
Raide.	0,13	1,84	0,08
Placé dans phosphate disodique....	0,13	1,36	0,10

Muscle petit adducteur de *Pecten opercularis*

Au repos	0,08	0,45	0,08
Fatigué	0,14	0,43	0,06
Placé dans phosphate disodique....	0,24	0,37	0,04

Muscle de céphalopode : *Sepia elegans*

Au repos	0,015	0,024	0,034
Raide.	0,021	0,032	0,044
Placé dans phosphate disodique..	0,029	0,034	0,046

En comparant les chiffres trouvés pour différents mollusques, l'auteur conclut : les deux groupes les plus primitifs, les Lamellibranches et les Gastéropodes, ont de grandes quantités de glycogène dans leurs muscles, tandis que les groupes les plus hautement spécialisés et les plus actifs n'en possèdent qu'une petite quantité.

Glaister étudie la contraction du muscle rétracteur du pied de *Mytilus edulis* et constate que ce muscle contient une grande quantité de glycogène; l'auteur trouve 2.562 mgr. pour 100 gr. de muscle comme valeur moyenne de la teneur en glycogène en hiver et 1.228 mgr. en été.

Les variations de la teneur en glycogène sont rapportées par Sémichon qui par les méthodes histologi-

ques constate chez les mollusques lamellibranches une diminution de la teneur en glycogène pendant la période de vie au ralenti. La proportion de glycogène chez la Moule et chez l'Huître varie suivant les saisons et le cycle sexuel.

Quelques données sur les quantités de glycogène utilisées pour la contraction musculaire se trouvent dans la thèse de Chapheau. D'après cet auteur, la cellule détruit par heure des quantités de glycogène comprises entre $1/1.000^{\circ}$ et $1/100^{\circ}$ de son poids sec à 27° , chez l'Huître.

Les réserves en glycogène doivent suffire à alimenter cette fermentation glucidique pendant une dizaine d'heures d'anaérobiose à 27° . Pour une température voisine de 10° , il faudra multiplier cette durée par 4. L'on sait, d'autre part, que l'oxygène de l'eau intervalvaire doit suffire à alimenter la respiration pendant plusieurs heures. Il s'agit donc certainement d'une respiration ralentie. Ces phénomènes sont intéressants à connaître. En effet, grâce à cette respiration ralentie, le temps pendant lequel les tissus de l'Huître sont encore placés dans des conditions physiologiques normales, dans une coquille fermée d'une façon supposée hermétique, est de plusieurs jours. L'expérience montre que l'on peut conserver des huîtres fermées, à sec, pendant 24 à 72 heures, selon la température; au-delà de ce temps, elles bâillent, ce qui traduit un changement physiologique.

La teneur en glycogène du muscle cardiaque de l'Escargot en fin d'hibernation a été déterminée par Bierry, qui trouve 0,016 gr. de glycogène par gramme de tissu frais; donc 1,6 % de l'organe frais.

2° LES PRODUITS INTERMÉDIAIRES DU CATABOLISME. —

Lohmann en 1935, dans une étude complète du chimisme de la contraction musculaire chez *Octopus vulgaris*, signale avoir retrouvé l'acide 3, glycérine phosphorique; l'acide 2, glycérine phosphorique et l'acide phosphopyruvique. Cet acide est scindé en acide pyruvique et en acide phosphorique, scission qui se fait uniquement en présence du système acide adénylique et magnésium.

3° L'ACIDE LACTIQUE. — Glaister étudie sa formation dans le muscle rétracteur du pied de *Mytilus edulis*. La teneur en acide lactique du muscle au repos est très faible. L'acide lactique produit par l'anaérobiose est minime et irrégulier. L'addition de glucose n'augmente pas la production d'acide lactique. Par contre, l'addition de iodacétate inhibe la formation d'acide lactique. Le fluorure de sodium et le sulfate de sodium ont une action inhibitrice moindre.

En stimulant le muscle jusqu'à la fatigue, cet auteur trouve qu'il contient 50 à 80 mgr. d'acide lactique pour 100 gr. de muscle. L'addition d'iodacétate donne une diminution de la réponse à la stimulation et inhibe la production d'acide lactique. Enfin, cet auteur constate une variation saisonnière. Les muscles en été, aussi bien pendant l'anaérobiose que pendant la stimulation, produisent moins d'acide lactique que le muscle au printemps et en hiver.

Boyland, dans les recherches déjà citées plus haut, signale de larges variations dans la production de l'acide lactique suivant les espèces étudiées. Cette production analysée dans les muscles adducteurs de dif-

férentes espèces de *Pecten* montre que la quantité d'acide lactique formée est la plus grande dans les muscles les plus actifs : les chiffres les plus élevés se trouvent pour *Pecten supercularis* et les plus faibles pour *Pecten varius*, qui mène une vie sédentaire, restant attaché la plupart du temps aux rochers par son byssus.

En étudiant le chimisme du petit adducteur qui se contracte beaucoup moins rapidement que le large adducteur, mais résiste beaucoup plus longtemps à la fatigue, Boyland constate qu'il produit beaucoup plus d'acide lactique à la stimulation. Tous ces résultats sont donc semblables à ceux trouvés pour les muscles squelettiques des vertébrés.

Cette production d'acide lactique élimine aussi l'hypothèse anciennement formulée, suivant laquelle cette contraction du petit adducteur se ferait sans production d'énergie.

Boyland signale enfin que le muscle cardiaque de *Pecten* produit beaucoup plus d'acide lactique que les autres muscles, ce qui, d'après lui, semble lié à son utilisation continue.

4° LE PHOSPHAGÈNE. — Dans les muscles des Céphalopodes, Meyerhof ne peut déceler de phosphagène. Cette étude est reprise par Needham, Needham et Baldwin, Yudkin, en 1932, qui trouvent du phosphagène dans les muscles des Céphalopodes et qui expliquent les résultats négatifs de Meyerhof par le mauvais état de ses animaux. D'après des données classiques à cette époque, on pensait qu'il s'agissait d'une combinaison acide phosphorique arginine. L'arginine avait

été décelée chez *Eledone moschata* par Ackermann, Holtz et Kutscher en 1921, chez *Mytilus edulis* par Ackermann la même année; en 1931, Kutscher retrouve l'arginine chez *Arca noae*. Cependant, Iseki, en 1931, ne retrouvait par l'arginine chez *Octopus*. Par contre, il isole une substance jouant un rôle semblable et qui semble être de la méthylguanidine. De même, Baldwin, en 1933, en étudiant le phosphagène de *Eledone* et d'autres Céphalopodes, ne trouve pas d'arginine dans ce composé, mais une autre substance dont l'importance fonctionnelle est parallèle à celle de la créatinine et de l'arginine. Baldwin, se basant sur ces résultats discordants, se demande si les Céphalopodes et les Lamellibranches utiliseraient effectivement des phosphagènes différents. L'on sait que ces deux classes ont évolué indépendamment depuis une époque très primitive.

Lohmann, en 1935, retrouve le phosphagène chez *Octopus*. Ce phosphagène se montre identique à l'acide arginine phosphorique et à la substance isolée du muscle de Crabe, l'acide guanidine phosphorique. En même temps, il isole de l'acide adényle pyrophosphorique sous forme de sel de barium. Lohmann conclut que chez *Octopus* on retrouve des substances et un comportement semblables à ceux des Crustacés et des Vertébrés.

En étudiant les différentes conditions dans lesquelles se fait la contraction musculaire chez *Octopus*, l'auteur constate qu'en l'absence de magnésium, il y a déphosphorilisation de l'acide adényle pyrophosphorique, mais seulement jusqu'au stade adénosine di-

phosphorique. En présence de magnésium par contre, on aboutit à l'acide adénylique. La scission par réaction enzymatique de l'acide arginine phosphorique ne se fait qu'en présence de l'acide adényle pyrophosphorique ou de l'acide adénosine diphosphorique. Il se fait une déphosphorisation de l'acide adényle pyrophosphorique en acide adénosine diphosphorique, et ensuite, dans une réaction très rapide, il y a étherification de cet acide adénosine phosphorique avec l'acide arginine phosphorique en acide adényle pyrophosphorique. Cette réaction est réversible.

Enfin, Lohmann fait remarquer que la synthèse enzymatique d'acide arginine phosphorique à partir de l'arginine et de l'acide phosphopyruvique (réaction qui se fait presque quantitativement dans le muscle des Vertébrés) se fait très mal chez *Octopus*. Ceci provient vraisemblablement du fait que le muscle d'*Octopus* est capable de former très peu d'acide lactique.

D. — Le sucre du sang

Les premières indications à ce sujet sont les travaux de Couvreur et Bellion. Ils emploient la solution de Fehling et ne trouvent pas de sucre chez l'Escargot. D'après ces auteurs, le sang de l'Escargot ne contient de glucose libre que pendant une courte période (janvier-février), et encore en quantité minime. Ils ne retrouvent pas de glucose libre pendant la période active. Cependant, comme Couvreur avait retrouvé dans les glandes salivaires de l'Escargot une amylase

et une xylanase, comme le métabolisme musculaire se fait par les glucides, il met ces résultats en doute. Morel, en 1910, se basant sur les travaux de Couvreur et Bellion, se demande si le sucre ne serait pas combiné aux albumines, et essaie de mettre en évidence, par la méthode de Lépine et Boulud, le « sucre virtuel ». Il conclut : « Dans le sang de l'Escargot, les sucres réducteurs sont principalement et parfois exclusivement, à l'état de combinaisons albuminoïdes ».

Bierry et Giaja, en 1909, étudient le sang de Poulpe (*Octopus vulgaris*). Ils dosent le glucose par la méthode de Bertrand et trouvent une glycémie moyenne de 32 milligr. pour 100 cc.

Nous avons retrouvé dans la littérature de ces dernières années, des données sur la glycémie chez différents mollusques.

1° *Chez les Gastéropodes*, Schwartz étudie l'Escargot de la région de Vienne. Il détermine la glycémie par la méthode de Hagedorn-Jensen; les glucides totaux dans le sang sont déterminés par la méthode de Dische (méthode colorimétrique basée sur la réaction spécifique des glucides à l'indol). Il trouve pour la glycémie des chiffres bas, variant entre 10 à 30 milligr. pour 100 gr. de sang. Il ne retrouve pas de variation nette avec les saisons; tout au plus, constate-t-il peut-être une légère augmentation à l'automne, une chute au début du sommeil hivernal et une légère augmentation au début du printemps.

Pour les glucides totaux du sang, il trouve des chiffres nettement supérieurs : 25 milligr. pour 100 gr. de sang en moyenne. Il n'a pas pu déterminer quels étaient les autres glucides en dehors du glucose.

Florkin étudie le plasma sanguin d'*Helix pomatia* : après défécation tungstique, il fait subir une fermentation selon la technique de Van Slyke et Hawkins; le dosage des substances réductrices avant et après fer-

mentation est fait par la méthode de Schaffer, Hartmann et Somogyi. Il obtient les chiffres suivants : en milligr. p. 100 : substance réductrice totale 3,8 à 8,5 ; substance réductrice non fermentescible : 0.

Lustig étudie chez l'Escargot le sucre libre, le sucre des protéides, la teneur en glucides des protéines du sérum, et calcule un index des glucides (nombre de grammes d'azote du protide pour 1 gr. de glucides). Voici ses résultats :

Corps en mg. %	Eté	Hiver	% de l'augmentation
Sucre libre	11,5	10,3	— 11 6
Sucre des protéides....	151,0	205,4	+ 36,0
Teneur en glucides des protéides du sérum..	6,51	6,13	— 6,2
Index des glucides.....	2,74	3,03	— 10,8

Pour les Gastéropodes marins, nous n'avons retrouvé des déterminations de la glycémie que pour *Aplysia*. Berthoumeyroux fait des dosages par différentes méthodes (Hagedorn et Jensen, Bertrand-Michaelis, Baudoin-Lewin). Pour *Aplysia punctata*, il trouve des chiffres limites de 12,40 à 18,60 et un chiffre moyen de 14,10 milligr. de glucose pour 100 cc. de sang.

2° Chez les *Lamellibranches*, Berthoumeyroux, par les méthodes indiquées ci-dessus, trouve chez *Gryphea ambulata* des chiffres extrêmes : 5,50 à 11,30, et un chiffre moyen : 7,62 en mgr. %.

Myers étudie *Schizotherus nuttalli*. Il dose les substances réductrices totales du sang par la méthode de Lewis et Benedict. Il trouve exprimé en glucose 74 milligr. pour 100 cc. Lang et MacLeod, par une méthode analogue, ne trouvent que 15 à 18 mgr. Chez certains échantillons même, ils constatent un pouvoir réducteur nul. A. de Waele n'obtient pas de réduction de la liqueur de Fehling par le plasma d'*Anodonta*. Florkin, dans des travaux récents, étudie le plasma du sang d'*Anodonta cygnea*. Il emploie la méthode de Hagedorn et Jensen après déprotéinisation par l'hydrate de calcium. Il trouve une moyenne de 0,050 milligr. de substance réductrice totale par cc. de sang (mesures faites en janvier-février). Cet auteur détermine la glycémie vraie en soumettant à la fermentation par la levure, selon la technique de Van Slyke et Hawkins. Il trouve cette glycémie vraie comprise entre 0,020 et 0,080 mgr. par cc. de sang.

3° Chez les *Céphalopodes*, Berthoumeyroux, par les méthodes déjà signalées, étudie *Sepia officinalis* et *Octopus vulgaris*. Pour *Sepia officinalis*, il trouve des chiffres limites de 15,00 à 30,00, et un chiffre moyen de 22,00 milligr. de glucose pour 100 cc. Pour *Octopus vulgaris*, les chiffres limites de 17,8 à 43,5 et un chiffre moyen de 28,3 milligr. de glucose pour 100 cc. de sang.

E. — Les régulateurs du Cycle des Glucides

Nous avons retrouvé très peu de travaux relatifs à ce problème. Schwartz étudiant l'action de l'adrénaline et de l'insuline chez l'Escargot, ne trouve aucune action de ces deux hormones sur le métabolisme glucidique. Wolf-Heidegger reprennent ce problème en injectant de l'adrénaline et de l'insuline en doses variables dans le pied d'*Helix pomatis*. Ils ne peuvent déceler aucun changement appréciable dans la glycémie; ils ne trouvent aucune variation du glycogène du foie déterminée par la méthode histochimique.

CHAPITRE II

LES LIPIDES

A. — La digestion des lipides

Claude Bernard, le premier, signale que le suc gastrique des Mollusques (*Loligo*, *Limax*, *Ostraea*) est capable de scinder les graisses. Jousset de Bellème ne trouve pas de ferment lipolytique dans la sécrétion biliaire des Céphalopodes. Il est cependant évident qu'ils existent comme le laisse penser la nature des aliments ingérés par les Mollusques, le montrent encore les constatations de Voit et de Leydig, qui observent une grande quantité de graisses accumulées dans le foie. Griffiths constate chez les Céphalopodes et chez *Patella*, une libération d'acide gras par action des sécrétions biliaires sur les matières grasses. Enfin, Biedermann et Moritz prouvent définitivement les propriétés lipolytiques du suc hépatique de l'Escargot. Des études détaillées des lipases contenues dans le suc intestinal de l'Escargot ont été faites par Graetz et tout récemment par Kuntara. Graetz constate que les lipases intestinales de *Helix pomatia* scindent facilement les graisses neutres à peu d'atomes de carbone, telle la tributyrine; elles font moins bien la scission des esthers simples, tel le méthylbutyrate; enfin, elles digèrent très mal les graisses complexes, telle l'huile

de ricin. Par des essais d'empoisonnement, Graetz constate les quelques faits suivants : la quinine inhibe peu la scission de la tributyrine; le fluorure de sodium inhibe beaucoup plus intensément cette scission; la strychnine n'a pas d'action inhibitrice. Graetz constate une action maxima du suc intestinal non purifié à pH 5,7 pour un milieu tamponné à l'acétate, et un pH maximum à $\text{pH} = 9$ pour un milieu tamponné au glyocolle.

Kuntara utilise des lipases préparées à partir du suc intestinal, de 200 Escargots. Il purifie ces lipases par passage sur le kaolin. Il obtient les résultats suivants: en préparation impure, de même qu'avec les lipases purifiées, il constate un pH d'action optimum à 6,7. Ce pH optimum varie peu par l'emploi de tampons différents. La température optima d'action est de 35°. Cependant, on constate encore un bon pouvoir de scission aux températures plus basses, ce qui est important pour cet animal poïkilotherme. La vitesse de la réaction est du type des réactions monomoléculaires. Si l'on classe les substances étudiées au point de vue de leur hydrolyse, par difficulté croissante, on obtient la liste suivante : tributyrine, méthylbutyrate, esther de l'acide méthyl mandélique, huile de ricin, huile d'olive. L'étude de l'action des poisons montre : une action inhibitrice nulle pour l'atoxyl, une sensibilité assez grande des lipases à la quinine et au fluorure de sodium, une action inhibitrice nette de l'albumine, une action inhibitrice presque totale de l'oléate de calcium ou du mélange oléate de calcium et albumine. Il n'y a pas d'activation par la d'l-leucyl-glycil-glycine.

La lipase pure a un pH optimum un peu plus rapproché de la zone alcaline (pH 6,9). Elle se comporte d'une façon semblable vis-à-vis des poisons; son action sur les substances est la même que celle des ferments non purifiés. Si l'on compare les propriétés des ferments étudiés chez *Helix*, en préparation impure ou pure, au point de vue de la spécificité des substrats sur lesquels ils agissent, spécificité stéréochimique, comportement envers les poisons, ces ferments rappellent les propriétés de la lipase pancréatique des Vertébrés. Le manque d'activation par la d'l-leucyl-glycyl-glycine, par contre, les fait ressembler à la lipase hépatique intra-cellulaire. Il est donc difficile de classer la lipase de l'Escargot dans une catégorie déjà existante. De même que les lipases des Vertébrés semblent devoir être considérées comme un mélange de différents enzymes, mélange dans lequel domine en général l'action de l'un des ferments, il faut considérer la lipase de l'Escargot comme un mélange dans lequel certains composants seraient préposés à la scission des graisses à peu d'atomes de carbone et des esthers simples, d'autres composants seraient préposés à la scission des graisses plus élevées. La proportion des premiers serait nettement prédominante.

B. — Les graisses neutres dans l'organisme

La digestion intestinale libère ainsi des acides gras et de la glycérine, qui tous deux sont absorbés. Biedermann et Moritz constatent l'accumulation de lipi-

des dans le foie par infiltration des cellules hépatiques. Il faut donc attribuer au foie un pouvoir de resynthèse des lipides à partir de leurs composants élémentaires.

Nous n'avons trouvé aucune donnée dans la littérature sur l'évolution ultérieure des lipides chez les mollusques. Un article de Timon-David et Cérésola étudie la teneur comparative en lipides des deux sexes. Ces auteurs constatent chez *Eledone moschata*, chez *Murex brandaris* et chez *Mytilus galloprovincialis*, une teneur beaucoup plus élevée en lipides chez la femelle. De plus, ils constatent, en utilisant la méthode des indices d'iode, une plus grande richesse en acides gras à fonctions éthylénique chez la femelle.

C. — Composition des lipides en acides gras

Les recherches de Lovern, poursuivies au laboratoire d'Abordenn, nous ont donné la constitution des acides gras, des phosphatides et des glycérides chez la Moule. Cet auteur utilise la méthode de distillation fractionnée des esters méthyliques des divers acides gras. Ces esters sont produits par l'action du méthylate de sodium sur les graisses. Voici ses résultats, résumés en un tableau et exprimés en poids % des lipides :

	1° Acides gras saturés :		
	C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈
Glycérides....	1,9	16,7	1,7
Phosphatides..	0	28,5	14,4
	0	27,3	6,2

2° *Acides gras non saturés :*

	C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂	C ₂₄
Glycérides....	0,5	10,6	21,5	29,9	13,9	3,5
Phosphatides..	0	3,2	10,1	29,9	13,2	0
	0	5	16,4	32,2	12,9	0

3° *Valeur de la désaturation en hydrogène :*

	C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂
Glycérides....	— 2,5	— 4,1	— 7,3	— 9,3
Phosphatides..	— 3,5	— 4,6	— 6,4	— 8,6
	— 3,2	— 4	— 6	— 8,5

Cette composition pourrait être celle des lipides des animaux marins. Elle est très proche de celle des poissons de mer.

D. — Les stérols

Leulier et Charnot, ayant constaté que dans les diverses variétés d'Escargot, la cholestérine cristallise, absolument comme la cholestérine humaine, essaient, en 1926, d'isoler une quantité suffisante et en étudient les réactions. Ils préparent un échantillon en utilisant 3 kilos d'Escargots. Ils font une extraction par l'éther éthylique; après saponification, et de multiples épuisements à l'éther éthylique, ils obtiennent par cristallisation à partir de l'alcool absolu une substance blanche, cristallisée. Son point de fusion est de 147°5 à 148°. Son pouvoir rotatoire en solution chloroformée, est de —37°3. Les auteurs en concluent que la cholestérine de l'Escargot est identique à celle des Vertébrés supérieurs.

Plus récemment, Bergmann extrait de l'insaponifiable de l'Huitre un stérol qui ressemble au cholestérol, mais dont le point d'ébullition, malgré des cristallisations répétées, ne dépasse pas 140°. Il ne peut donc s'agir de cholestérol. De Wale prétend avoir isolé du cholestérol de *Anodonte cygnea*. Dorée en a trouvé chez *Buccinum undatum* : dans chacun de ces cas, les preuves alléguées par les auteurs sont suffisantes pour que l'on puisse penser qu'il s'agit bien de cholestérol.

Par contre Bergmann en 1933 isole de la portion insaponifiable des graisses de deux lamellibranches (*Ostrea virginica* et *Venus mercenaria*) un nouveau stérol qu'il appelle « Ostreastérol ». Sa formule brute est $C^{27}H^{44}O$; il possède deux doubles liaisons; son point de fusion est à 142°; celui de son acétate à 133-134°; son pouvoir rotatoire est de α [D 20] = — 43°45; celui de l'acétate α [D 20] = — 45°68.

En outre, Bergmann a isolé de deux gastéropodes (*Fulgur carica* et *Fulgur canaliculata*) deux stérols : l'un d'eux étant du cholestérol identifié par les propriétés de son azotate et de son benzoate; il existe en assez petite quantité; l'autre, de l'« ostreastérol » présent en assez grande quantité.

E. — Les alcools supérieurs

A côté des stérols, la matière insaponifiable de différents mollusques (*Mytilus edulis*, *Ostrea virginica*, *Venus mercenaria*, *Fulgur carica* et *Fulgur canaliculata*) contient une huile brune qui peut être acétylée;

les acétates peuvent être distillés vers 150-200° sous 2 mm. de pression. Les distillats montrent un indice d'iode entre 10 et 20.

Ces propriétés excluent la présence de substances semblables aux squalènes; les acétates cristallisent à la glacière et fondent à la température du laboratoire. Le produit de saponification des acétates est constitué par des aiguilles incolores qui fondent entre 10 et 20°. Cette huile est constituée vraisemblablement par un mélange d'alcools élevés.

F. — Les caroténoïdes

Ces pigments, que l'on retrouve chez différents Mollusques, ont un intérêt tout particulier, puisque, à l'encontre de ce qui se passe pour les Vertébrés, chez lesquels les caroténoïdes ont une origine alimentaire, il faut admettre que chez les Mollusques l'organisme est capable d'en faire la synthèse. Les caroténoïdes sont signalés pour la première fois par Krukenberg. Cet auteur, ainsi que Mac Munn, trouvent chez *Helix pomatia* un lipochrome à deux bandes d'absorption qu'ils extraient du foie. Un autre pigment que ces auteurs appellent hépatochlorophylle ou entérochlorophylle paraît être, d'après une étude ultérieure de Dhère et Vegezzi, un mélange de dérivés des chlorophylles de carotènes et de xanthophylles. Lonnberg étudie les spectres d'absorption des lipochromes d'une cinquantaine d'espèces de Mollusques. Les pigments rencontrés par lui appartiennent tous au groupe des

xanthophylles. Lederer, dans sa thèse, trouve deux caroténoïdes nouveaux, extraits des organes sexuels de certains coquillages : la glycymerine et la pectenoxanthine.

LA GLYCYMÉRINE : Fabre et Lederer extraient de la glande sexuelle de *Pectunculus glycymeris* un pigment orange présentant une seule bande d'absorption qu'ils appellent glycymerine. Ce pigment diffère de l'astacine par son manque d'acidité; il se rapproche des xanthophylles. Les auteurs ont pu réaliser la cristallisation de ce pigment.

Il ne présente qu'une seule bande d'absorption maxima à 4950 Å et rappelle donc l'astacine. Une petite quantité de ce pigment a été retrouvée dans le pied de *Mytilus edulis*.

Euler, Hellstrom et Klussaul trouvent dans les gonades de *Volvella modiolus* un pigment qui rappelle pectenoxanthine. D'après les analyses chimiques et la spectrographie ($\lambda = 4.850$ et 4.530 Å dans l'alcool), on peut admettre qu'il s'agit d'une substance semblable à l'astacine. Il s'agirait d'acides cétocaroténoïdes ayant 40 atomes de carbone par molécule. Karrer donne comme formule : $C_{40}H_{52}O_4$.

Euler propose cette autre formule un peu différente : $C_{40}H_{56}O_6$.

LA PECTENOXANTHINE : elle a été isolée par Lederer à partir des glandes sexuelles de la Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*). Ses gonades se colorent au printemps en rose ou en rouge brique, suivant la concentration en pigments.

Sa préparation est la suivante : Les organes génitaux sont hâchés. La purée rouge ainsi obtenue est traitée par l'acétone ; après addition d'eau et d'éther de pétrole dans lequel passe le pigment, on lave à l'eau, puis on agite avec du méthanol à 90 %, qui absorbe la plus grande partie du pigment et devient rouge foncé. On concentre le méthanol dans le vide ; par addition d'éther de pétrole et d'un peu d'eau, la pectenoxanthine cristallise en aiguilles rouges enchevêtrées. Le pigment ainsi obtenu n'est pas homogène. Lederer redissout dans le benzène et fait une adsorption sur du carbonate de calcium. Il se forme une large zone rouge carmin, bordée en haut par une mince zone orange, et en bas par une zone jaune clair. Le pigment de la zone principale est élué avec du méthanol et obtenu à l'état pur par recristallisation du produit de premier jet à partir de la pyridine diluée d'eau. On obtient ainsi 50 mgr. de pectenoxanthine pure à partir de 500 organes génitaux. Les propriétés physiques de la pectenoxanthine sont les suivantes : la cristallisation se fait sous forme de longs prismes droits, colorés en brun jaune, coupés obliquement au bout et ayant une extinction droite. Ils fondent à 182° en tubes scellés. Elle est soluble dans le méthanol, le benzène, le sulfure de carbone et la pyridine. Le spectre d'adsorption de la pectenoxanthine dans le benzène montre trois bandes à 496 m μ , 464 m μ et 434 m μ .

Ses propriétés chimiques sont les suivantes : il s'agit d'une xanthophylle de formule C₄₀H₅₄O₃. Ce pigment a 11 doubles liaisons et deux groupes hydroxyles. Le troisième atome d'oxygène forme probablement un groupe carbonyle. La pectenoxanthine n'est pas identique à la provitamine A comme le montrent les essais de Th. Moore.

Karrer et Solmssen confirment ces observations de Lederer par des mesures spectrographiques. Karrer, dans les pieds rouge-jaune de *Cardium tuberculatum*, isole un pigment semblable : sa solubilité dans les différents solvants, son spectre, font penser qu'il s'agit d'un xanthophylle ou d'une phytoxanthine.

CHAPITRE III

LES PROTIDES

A. — Digestion des protides

Nous avons signalé au Chapitre des Glucides la nourriture extrêmement variée ingérée par les différentes classes de Mollusques. Il en ressort que l'alimentation de ces Invertébrés, surtout celle des carnivores, comporte une importante fraction de protides. La digestion de ces substances se fait sous l'action de ferments protéolytiques, étudiés par de nombreux auteurs.

Chez les Céphalopodes, on trouve, d'après Krukenberg, dans le tractus digestif des animaux à jeun, un suc brunâtre alcalin, contenant une diastase tryptique et peptique. Griffiths, Vigelius, Frédéricq signalent eux aussi des ferments protéolytiques. D'après Vigelius, certains de ces ferments seraient sécrétés par des glandes d'allure tubuleuse ou acineuses, disséminées sur les parois des canaux hépatiques et qu'il assimile au pancréas. Jousset de Bellesme établit la présence d'enzyme tryptique dans le suc hépatique d'*Octopus*. Cohnheim croit pouvoir démontrer l'existence d'un ferment protéolytique chez *Octopus* ; cet auteur en effet caractérise la leucine et la tyrosine parmi les produits de transformation obtenus au cours d'expériences d'autolyse du foie. Victor Henri et Lalou, de même que Falloise, cons-

tatent la digestion de l'ovalbumine, de la fibrine et de la gélatine par le suc digestif s'écoulant par les conduits hépato-pancréatiques.

Chez les Gastéropodes, Krukenberg extrait du foie d'*Helix pomatia* une « hélicopepsine » qui se différencierait de la pepsine des vertébrés par le fait qu'elle digérerait de la fibrine crue, mais non pas de la fibrine cuite.

Max Lévy trouve de la pepsine mais non de la trypsine. Biedermann et Moritz, par des expériences variées, arrivent à des conclusions négatives. D'après eux, la sécrétion hépatique de l'Escargot n'a aucune action sur les albumines *in vitro*. Mais l'expérience prouve qu'il y a assimilation possible des albumines solubles et que certainement les albumines non solubles peuvent aussi être utilisées. Biedermann pense que leur absorption serait faite directement par certaines cellules hépatiques et qu'il y aurait accumulation d'albumine non dégradée, qui serait utilisée par l'Escargot pendant les périodes de sécheresse ou de sommeil hivernal.

Les recherches récentes sont peu nombreuses. Sellier, dans sa thèse, arrive aux conclusions suivantes : les sucs digestifs et les macérés hépato-pancréatiques d'*Helix pomatia*, d'*Aplysia punctata* et d'*Aplysia fasciata* sont inactifs au point de vue protéolytique. Chez *Sepia* et chez *Loligo*, l'érepsine se trouvant dans le suc de leur cæcum ne transforme pas complètement les peptones Witte en corps abiurétiques, même après deux jours de digestion à 40°.

Graetz, en 1929, reprend le problème. Il constate que les assertions de Biedermann, se rapportant à une digestion intra-cellulaire, n'ont jamais été contrôlées et qu'elles sont en contradiction avec les constatations de Krijgsmann, qui ne voit aucune phagocytose dans les cellules hépatiques de l'Escargot. Il ne pourrait donc y avoir digestion que d'albumine solubilisée. Or

il est bien connu que beaucoup de mollusques se nourrissent d'albumines solides et souvent même sont carnivores. Graetz étudie les ferments protéolytiques de *Helix pomatia*, *Limax maximus*, *Limax flavus*, *Agriolimax agrestis*, *Arion empiricorum*. Il trouve chez tous ces Mollusques les mêmes ferments ayant une même action au point de vue intensité, qu'ils soient prélevés chez des animaux carnivores ou herbivores.

Dans le suc gastrique se trouve un ferment ayant une action très nette sur le peptone Witte. Son étude est faite par la méthode de Willstätter. L'action la plus intense est constatée en utilisant un tampon au glycolle; à pH 7,6. La fibrine et la caséine sont scindées dans une zone allant de pH 2 à 11,5, mais moins bien que la peptone. L'auteur trouve en même temps dans le suc gastrique une érepsine dont l'action optima se place à pH 7,3 (tampon au glycolle). Cependant, déjà à pH 5,9, la scission de l'alanylglycine ne se fait plus. Des préparations faites à partir de l'hépatopancréas donnent des résultats semblables. Cependant, la scission de la peptone et de la fibrine se fait deux fois mieux, celle des dipeptides 5 fois mieux, qu'avec une quantité correspondante de suc gastrique.

La présence de ferments protéolytiques chez tous les Mollusques, quelle que soit leur alimentation, semble ainsi bien démontrée.

B. — Les protéides du Muscle

Leur étude a fait l'objet de nombreux travaux qui restent malheureusement fragmentaires. Chittendel en 1875, déjà, signale le glycolle dans le muscle de *Pecten irradians*. Krukenberg, en 1880, trouve dans les

muscles de la Moule de la tyrosine et de la leucine par décomposition des protéides. La créatine et la créatinine sont signalées dans les muscles de l'Huitre et des Céphalopodes par Valenciennes et Frémy, dans les muscles d'*Helix*, de *Pectunculus*, de *Loligo*, par Krukenberg. La taurine enfin, déjà décelée par Valenciennes et Frémy, est trouvée en grande quantité dans les muscles des Céphalopodes par Frédéricq.

Des analyses complètes des constituants protidiques du muscle ont été données par Henze en 1904, par Meigs en 1915. Nous indiquerons les résultats des analyses plus récentes d'Albrechts. Cet auteur a étudié les Mollusques suivants : *Abalone*, Escargot marin de la famille des Haliotidés (herbivore) ; *Cryptochidon stelleri* se nourrissant de végétaux marins ; *Ischicchiton conspicuus* ; *Pismoclam*. Albrechts trouve les chiffres suivants exprimés en % de substance :

Constituants	<i>Abalone</i>	<i>Pismoclam</i>	<i>Cryptochidon</i>	<i>Ischnochiton</i>
Azote total %	6,40	8,64	16,2	6,75
N des acides aminés %	3,07	3,60	5,51	0,99
N des protéoses %	0,34	0,34	1,08	0,45
N de l'urée %	0,16	0,06	—	0,12
Urée %	0,35	0,14	—	0,30
Ammoniaque %	0,35	0,35	0,89	0,37
Créatine et créatinine %	Trace	—	—	—
Acide urique %	Inexistant	—	—	—

On a trouvé chez les Mollusques qui sont capables de catalyser l'oxydation de l'amino-groupe des amines, des enzymes particulières. Blasehko, Richler et Schlossmann ont étudié la désamino-oxydation de la tyramine, de l'isoamylamine, du sympatol. Ils ont reconnu des enzymes qui réalisent ces désaminations dans les muscles et dans les viscères de *Patella vulgata*. Par contre, ils ont échoué chez *Helix aspersa*.

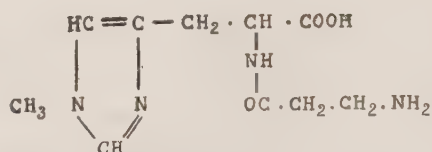
Parmi les substances dérivées des protéides, il faut signaler la bétaine, l'arcaïne, l'ansérine, le triméthyl aminoxyde, l'octopine.

1° LA BÉTAÏNE a été découverte en 1885 par Brieger chez *Mytilus* ; elle a été retrouvée depuis chez de nombreux Mollusques ; Iseki, tout récemment, la signale chez *Octopus*.

2° LE TRIMÉTHYL AMINOXYDE est étudié par Henze ; cette substance représente une portion non négligeable de la fraction azotée du muscle, mais n'atteint pas les quantités de la bétaine et de la taurine. Henze l'obtient cristallisée en longues aiguilles de picrate de triméthyl aminoxyde ; point de fusion 198° à 202°.

3° L'ARCAÏNE, étudiée par Kutscher, Ackermann et Linneweh, est obtenue sous forme de picrate à partir de la fraction arginine du muscle d'*Arca noae*. Sa formule est : $C_6H_{16}N_6$. Ces auteurs étudient sa constitution : la forte réaction positive de Sakaguchi fait penser à un dérivé de la guanidine du type $NH_2-CNHNHR$. Par cuisson avec de l'eau de baryte pendant une heure, dans des conditions semblables à celles définies par Schultz, Winterstein, pour l'arginine, on obtient deux fractions : de l'urée sous forme de nitrate ; de l'agmatine sous forme de picrate. Il s'agit donc du tétraméthyldiguanidine décrit et synthétisé en 1921 par Kiesel. Cette constitution est confirmée par la forme des cristaux de sulfate et de picrate. Le point de fusion, enfin, des différents sels est identique à ceux de la substance étudiée par Kiesel.

4° L'ANSÉRINE a été étudiée par Linneweh. Il s'agit d'une substance dextrogire qui ne donne pas les réactions colorées habituelles. Elle précipite par les précipitants alcaloïdiques usuels ; sa formule ne diffère de celle de la carnosine que par un CH_2 en plus. Il s'agit vraisemblablement d'une carnosine méthylée de formule :



Il est intéressant de remarquer des analogies existant entre l'ansérine et la créatinine. Ces deux substances sont des produits de désintégration de la molécule protéidique. Mais alors que la créatinine est un dérivé de l'arginine, l'ansérine est un produit méthylé de couplage avec l'histidine.

5° L'OCTOPINE : Morizawa en 1927, travaillant sur des muscles d'*Octopus octopodia*, obtient non de l'arginine, mais de la guanidine, et en plus une base qu'il appelle Octopine.

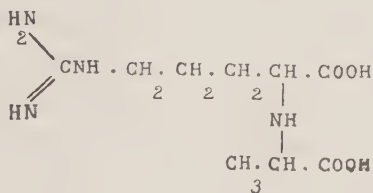
Henze, dès 1910, paraît avoir isolé cette base.

Iseki en 1931 annonce qu'il a pu extraire depuis le muscle d'*Octopus octopodia*, de la méthylagmatine.

En 1937, Moore et Wilson reprennent ces mêmes recherches sur les muscles de *Pecten*. Ils isolent un corps dont les propriétés sont les mêmes que celles qui furent décrites par Morizawa pour l'octopine.

Mayeda isole de l'octopine depuis le *Pecten yessoensis*.

Moore et Wilson proposent pour l'octopine la formule suivante :



C'est donc un dérivé de l'arginine avec substitution sur l'amino-groupe d'une molécule d'acide propionique, attachée par son carbone.

Irvin et Wilson ont réalisé la synthèse de l'octopine. Celle-ci est partiellement inactive au point de vue optique. Cette synthèse est obtenue en faisant réagir les esters de la d-arginine avec l'acide bromo-propionique en solution alcoolique.

En traitant l'octopine par l'acide picrique, on obtient des aiguilles jaunes se décomposant à 226-230°.

La courbe de titration montre la présence de deux groupes acides dus aux deux carboxyles. On a les pK suivants : 1,36 et 2,40. Elle montre en outre deux groupes basiques, un groupe imino de pK 8,76 et un groupe guanido de pK 13.

Irvine a préparé des sels de cuivre, de nickel et le sel de Reinecke.

Moore et Wilson ont extrait de l'adducteur de *Pecten magellanicus* de la phosphoarginine en même temps que de l'octopine.

On a pu aussi isoler ce corps depuis le muscle d'Octopus. Dans le muscle frais, prélevé par dissection sur le Pecten vivant, l'arginine constitue 90 % de la guanidine totale (méthode de Sakaguchi). Si on abandonne le muscle trois jours à 0°, l'arginine diminue et ne forme plus que 5 % du total, alors que l'octopine augmente en proportion inverse. On a donc une synthèse de l'octopine par rapport à l'arginine. Celle-ci est plus facile dans les fragments de tissus que dans les tissus hâchés.

C. — Les Mucoprotéines des Mollusques

Dans les couches extérieures de la peau de l'Escargot, se trouvent de nombreuses glandes dont les canaux excréteurs aboutissent entre les cellules épithéliales ; ces glandes sécrètent un mucus qui recouvre l'animal. On peut augmenter considérablement cette sécrétion en excitant l'animal, par exemple en le plaçant dans l'eau chaude. L'aspect crémeux de cette sécrétion est dû aux nombreuses particules calcaires qu'elle contient. Le constituant principal de ce mucus est une substance protéique appelée mucine. Braconnod déjà étudie les propriétés de cette substance. Hammarsten en fait une étude chimique plus complète. Plus récemment, Levenne essaie de déterminer la constitution de cette sécrétion. Il y retrouve un radical glucidique chez *Helix aspersa* et *Helix pomatia*. Ce radical appartient à un groupe mucoïtine-sulfurique. Une hydrolyse partielle donne la dissacharide-gluco-

sine ; l'hydrolyse totale donne de l'acide sulfurique, de la chitosamine et un acide gras volatil. Par distillation avec de l'acide chlorhydrique, la mucosine donne du furfurane en quantité requise par la théorie de la structure de ce dissaccharide.

Des dérivés des mucoprotéines ont été retrouvés tout récemment par Hamon. Cet auteur a étudié la constitution chimique des enveloppes des spermatophores de quelques Céphalopodes : *Eledone*, *Octopus*, *Sepia*, *Loligo*. Elle y a décelé divers protides ; ces protides semblent être associés à des hydrocarbures. Les acides aminés de la fraction protidique sont la phénylalanine, la tyrosine, l'arginine, la cystéine, le tryptophane et l'histidine. L'auteur constate enfin l'existence dans la molécule d'un groupement prosthétique formé d'esthers sulfuriques de polysaccharides. Il s'agit donc de scléroprotéines particulières dérivées des mucoprotéines.

D. — Les protéides du sang

La constitution azotée du sang des Mollusques a été étudiée par différents auteurs. Nous étudierons successivement l'azote total, les protéides du sang, l'azote non protéique.

1° L'AZOTE TOTAL est dosé chez *Helix pomatia* par Lustig, qui trouve 434,0 mgr. % en été, 617,4 mgr. % en hiver (chiffre moyen), donc une augmentation de 42,3 %. Chez Anodonte, De Waele trouve 20,23 mgr. de N total dans le plasma.

2° LES PROTÉINES DU SANG ont été dosées : par Quagliarierio en 1920 chez *Petunculus violaceus*. Il trouve 0,375 %. Chez *Venus verrucosa*, 0,181 %. Myers étudie *Saxidomus nuttali*, chez qui il trouve 0,206 à 0,287 %, et *Schizotherus nuttali*, chez qui il décèle 0,162 %. De-launay, en 1927, trouve 0,237 % de protéine chez *Mya arenaria*. Dans un travail récent, Florkin et Blum, en utilisant la méthode de Guillaumin, Wahl et Laurencin, trouvent les résultats suivants :

ANIMAUX	Teneur en protéines pour 100 cc. de plasma
<i>Pecten maximus</i>	0,09 0,04
<i>Solen ensis</i>	0,12
<i>Cytherea chione</i>	0,03 0,04
<i>Taper pullaster</i>	0,07 0,09
<i>Ostrea edulis</i>	0,16 0,10
<i>Mya arenaria</i>	0,09 0,01
<i>Mytilus edulis</i>	0,17 0,12

La teneur moyenne en protéines du sang chez les Lamellibranches marins est donc de 0,1 pour 100 cc. de plasma. Florkin et Blum concluent des chiffres trouvés que le sang des Lamellibranches à une teneur plus faible en protéines que celui des Gastéropodes pulmonés (*Helix aspersa*, 3,94 %, d'après Quagliarierio), que ceux-ci sont à leur tour surclassés par les Céphalopodes (9 % chez *Octopus*), d'après L. Frédéricq.

3° L'AZOTE NON PROTÉIQUE : Des chiffres relatifs à l'azote non protéique, à l'azote de l'urée, à l'azote de l'acide urique, à l'azote de l'ammoniaque, se retrouvent dans différentes publications.

Myers donne les chiffres suivants (1920) :

	N(NH ₃) p. 100 cc.	N non protéique
<i>Cryptochiton stelleri</i>	0,00	—
<i>Saxidomus nuttali</i> ..	0,95	7,3
<i>Schizotherus nuttali</i> .	0.66	4,7

Wolf fait des dosages chez l'Escargot en été et en hiver :

Chiffres en milligr. pour 100 cc. :

	N non protéidique	N(NH ₃)	N urée	N ac. urique
Eté	18,8	4,7	5,8	0,18
Hiver	21,3	7,9	6,6	0,57

De Waele trouve dans le plasma d'Anodonte 3,03 mgr. d'azote non protéidique pour 100 cc. de sang.

L'ammoniaque a été dosé par Souterbicq dans l'appareil de Yvanovitch. Il trouve les chiffres suivants :

Espèces	Chiffres limites	Chiffres moyens
γ d'azote ammoniacal par 100 cc.)		
<i>Mya arenaria</i>	264-333	298
<i>Sepia officinalis</i>	430-3846	1580
<i>Aplysia limacina</i> ...	70-221	125
<i>Helix pomatia</i>	888-952	924

Florkin reprend le dosage de l'azote ammoniacal par la méthode de Conway. Cet auteur, dans des dosages de l'ammoniaque du sang humain, montra qu'il y a augmentation de l'ammoniaque dans le sang au contact de l'air par perte de CO₂ ; on élimine cette cause d'erreur en recueillant le sang dans un récipient rem-

pli de CO_2 à la pression atmosphérique. Par cette technique plus précise Florkin trouve des chiffres s'échelonnant entre 53 et 70 γ d'azote ammoniacal par 100 cc. Donc, une teneur très élevée comparée au sang humain.

E. — Le catabolisme des protides

Les données expérimentales sur le catabolisme des protides ont été étudiées surtout par les auteurs qui se sont occupés de l'excrétion azotée des différentes classes de Mollusques. Cette excrétion azotée semble être différente, suivant la classe considérée. Sa nature, d'après Delaunay, semble liée au mode de vie de l'animal. Elle est différente pour les Mollusques marins de celle des Mollusques menant une vie terrestre. Nous étudierons donc le catabolisme azoté chez chacune des classes : Céphalopodes, Lamellibranches, Gastéropodes.

1° LES CÉPHALOPODES : Les corps ammoniacaux semblent être le déchet azoté le plus important pour les Céphalopodes, comme il ressort des expériences de Putter, Przylecki et de Delaunay.

L'étude de ces animaux est facilitée par la possibilité technique de recueillement direct des urines dans les sacs urinaires. Mayer et Rathery introduisent dans l'urètre de petites canules en verre coiffées d'un ballon de caoutchouc où l'urine s'accumule. Delaunay, chez des animaux plus gros, par exemple la Seiche, recueille les urines directement dans les sacs urinaires, après avoir

sacrifié l'animal. Les auteurs plus anciens récoltaient l'urine après l'avoir laissé accumuler pendant quelque temps grâce à une ligature des uretères.

En employant ce dernier procédé, Lindemann signale le premier, en 1900, la présence d'ammoniaque, d'urée et d'acide urique dans le liquide urinaire d'*Eleuthero*. Von Furth et Badiglioni étudient chacun le Poulpe ; le premier de ces auteurs dose 3,4 à 4,2 mgr. d'azote son protéidique pour 100 cc. de liquide urinaire, dont 18,6 % d'azote ammoniacal seulement, chiffre très faible. Badiglioni dose 50 mgr. d'azote non protéidique pour 100 cc. Hoppe-Seyler et Linneweh, toujours chez le Poulpe, trouvent 53 à 142 mgr. d'azote non protéique dans 100 cc. d'urine, dont 20 à 30 % d'azote libérable dans le vide par la magnésie. Delaunay, chez ce même animal, dose 120 mgr. d'azote non protéidique dans 100 cc. d'urine, dont 40 mgr. sous forme d'azote ammoniacal. Il constate que l'azote ammoniacal ne figure que pour $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{3}$ environ parmi les déchets azotés, évacués par les organes fungiformes. Il pense qu'il est probable que les branchies excrètent de l'azote : il retrouve, en effet, dans l'eau de mer où a vécu le Poulpe 50 % de l'azote non protéidique total sous forme d'azote ammoniacal.

Chez la Seiche, Delaunay trouve des chiffres beaucoup plus importants : l'excrétion ammoniacale est prépondérante, elle représente 65 à 70 % de l'azote non protéidique. La teneur beaucoup plus forte en ammoniaque de l'urine (90 mgr. pour 100 cc.) par rapport au sang (2 mgr. 8 pour 100 cc.) démontre bien, d'après Delaunay, la fonction excrétrice des corps fun-

giformes et pose la question de savoir si, comme chez les Mammifères, ces corps ne secrèteraient pas de l'ammoniaque.

2° LES LAMELLIBRANCHES : L'étude du métabolisme azoté et surtout de l'excrétion azotée est faite par de nombreux auteurs : Lacaze-Duthiers, Cuénot, Letellier, Marchal, Sulima, Fosse, plus récemment Przylecki dose l'ammoniaque et l'azote total dans de l'eau distillée où ont vécu des Anodontes, pendant 24 à 72 heures, à une température de 16 à 18°. Il trouve 2 mgr. 3 d'azote total pour 100 cc., dont 6,3 pour 100 seulement sous forme d'ammoniaque. En plaçant les animaux dans de l'eau légèrement acidifiée par SO_4H_2 N/10, il constate une augmentation de l'azote total excrété. Jusqu'à 60 % de cet azote est formé par de l'azote ammoniacal. L'auteur conclut en corroborant ces résultats avec d'autres expériences semblables que le mécanisme régulateur de l'excrétion ammoniacale s'effectue chez ces Mollusques suivant les mêmes principes que chez les Vertébrés. Delaunay par contre, analysant de l'eau de mer où avaient vécu des Myes, trouve : N de NH_3 : 21,5 % ; N de NH_2 : 18,0 % ; N de l'urée : 4,5 % ; N des corps puriques : 5,5 %. L'auteur conclut que l'excrétion ammoniacale est faible et que de nouvelles recherches sont nécessaires pour préciser le mécanisme de l'excrétion azotée.

Dans un travail récent, Brunel, étudiant la dégradation des substances puriques, fait remarquer qu'aucun des auteurs précédents ne signale l'acide urique et l'allantoïne comme déchets azotés chez les Lamelli-

branches. De même, Marchal, chez la Moule, ne peut caractériser d'acide urique ni dans le liquide urinaire ni dans des extraits totaux de l'organe de Bojanus. Needham ne retrouve pas d'acide urique dans les néphridies d'un grand nombre de Mollusques Lamellibranches étudiés par lui. Brunel se propose donc de démontrer que certains Mollusques Lamellibranches possèdent la propriété de dégrader l'acide urique jusqu'à l'urée et l'ammoniaque. Les deux uréides glyoxyliques : allantoïne et acide allantoïque, étant les termes intermédiaires de cette dégradation. Il expérimente sur *Mytilus edulis*, chez qui il retrouve : une allantoïcase, une uréase, une allantoïnase et une uricase. Il en conclut que le catabolisme de l'acide urique de l'allantoïne et de l'acide allantoïque s'effectue par voie enzymatique, jusqu'à l'urée et l'ammoniaque. La dégradation des corps puriques passe donc par l'allantoïne et les termes suivants grâce aux enzymes décelés par lui ; l'urée, trouvée chez les Lamellibranches par Fosse, a pour origine non seulement l'arginine, mais aussi l'acide urique.

3° LES GASTÉROPODES : Leur excrétion azotée se fait surtout sous forme d'acide urique ; Baldwin et Needham pensaient démontrer la synthèse de l'urée obtenue à partir de l'arginine chez *Helix pomatia* comme chez les Mammifères en utilisant de petites tranches d'hépatopancréas ; les résultats furent négatifs, et les auteurs se demandèrent si l'urée formée n'était pas détruite pour donner un autre corps. Ils pensèrent à une destruction par l'uréase, mais cette

enzyme ne se retrouve que sous forme de traces dans l'hépto-pancréas. Ils rejettent donc cette hypothèse et dans de nouvelles expériences recherchent si, comme Wiener l'a suggéré chez les Oiseaux, l'acide urique ne pouvait provenir de l'urée. En effet, Nolf, en 1933, avait montré que l'hépto-pancréas broyé de l'Escargot peut donner de l'acide urique à partir de l'urée, dans certaines conditions seulement, il est vrai. Baldwin reprend ces expériences avec des tranches d'hépto-pancréas et conclut que l'urée et l'acide tartro- nique sont tous les deux convertibles en acide urique. Cet auteur, dans d'autres travaux, a constaté chez les Gastéropodes une teneur élevée en arginase de l'hépto-pancréas. Cette arginase semble jouer un rôle important non seulement dans le métabolisme de l'urée, mais aussi dans celui de l'acide urique. Cette relation entre acide urique et arginase ressort bien des chiffres donnés par l'auteur et qu'on peut résumer dans le tableau suivant :

Espèces	Habitat	Q ²⁸ H	Ac. urique contenu dans les néphridies
<i>Buccinum undatum</i>	Marin	0	4,1
<i>Littorina littorea</i>	—	0	1,5
<i>Patella vulgata</i>	—	0	0 5
<i>Planorbis corneus</i>	Eau douce	22,5	40
<i>Limnaea stagnalis</i>	—	635	114
<i>Viviparus fasciatus</i>	—	719	35
<i>Helix aspersa</i>	Terrestre	1235	128
<i>Helix pomatia</i>	—	6500	744
<i>Arion ater</i>	—	11	36

Q²⁸₁₁ représente, d'après la notation de Krebs et Henseleit, la quantité d'urée-CO₂ en μ l formée par milligr. de tissu d'hépto-pancréas en poids sec et par heure, à une température de 28°.

Ces chiffres mettent en évidence, d'une part, la relation qu'il semble y avoir entre la teneur en acide urique des néphridies et la teneur en arginase de l'hépatopancréas et, d'autre part, les rapports entre la teneur en acide urique trouvé dans les néphridies et le mode de vie de l'animal. Needham a étudié plus spécialement ce dernier problème. Il avait été frappé par le fait que même longtemps après la période d'hibernation, pas moins des $\frac{3}{4}$ du poids sec des reins d'*Helix pomatia* consistaient en acide urique. Cette rétention assez extraordinaire a provoqué de nouvelles recherches pour savoir si les néphridies d'autres Gastéropodes présentaient des teneurs semblables en acide urique et quel pouvait être le métabolisme uricolytique. Needham examine d'une façon plus générale le problème de l'adaptation à la vie terrestre qui serait caractérisé par l'emploi de l'acide urique comme véhicule d'excrétion d'une partie de l'azote.

Les Gastéropodes se prêtent particulièrement à cette étude du fait qu'il en existe vivant dans l'eau et d'autres menant une vie terrestre. Needham, dans ses recherches, admet que l'intensité du métabolisme de l'acide urique peut se déduire de l'ampleur de la rétention en acide urique par les néphridies. Un argument en faveur de cette hypothèse peut être tiré, d'après lui, des travaux de Cuénot sur l'étude de l'excrétion chez les Mollusques par des substances colorées. Ces substances sont fixées par les concrétions des néphridies et une idée du taux de l'excrétion peut être donnée par le temps que mettent les néphridies pour perdre ces corps colorés. L'auteur dissèque les néphri-

dies, fait une extraction par une solution de phosphate, puis dose l'acide urique dans le produit d'extraction. Il obtient les résultats suivants :

Animal	Habitat	Mgr. d'acide urique par gr. de tissu sec			
		Néphridies	Ensemble du corps	Corps moins les néphridies	Masse viscérale et musculature
PULMONÉS :					
<i>Helix pomatia</i>	Terrestre	810, 660 785, 720	—	—	—
<i>Helix aspersa</i>		153, 167, 64	5,43; 3.0 2,76	—	4,43
<i>Helicella virgata</i> ...		—	8,05; 24,8	—	—
<i>Helicella itala</i>		156	4,63; 3,98 3,05.	—	—
<i>Cochlicella acuta</i> ..		—	23,0	—	—
<i>Bulimulus</i> <i>sporadicus</i>	Eau douce	183	—	—	—
<i>Limax maximus</i> ...		205	—	—	—
<i>Limax flavus</i>		31	—	—	—
<i>Limax sowerbyi</i> ...		66	—	—	—
<i>Arion ater</i>		36	—	—	—
<i>Agriolimax agrestis</i> .		20	—	—	—
<i>Limnaea stagnalis</i> .		137, 109, 96	—	—	—
<i>Planorbis corneus</i> ..		20, 26, 74	—	trace	—
<i>Limnaea peregra</i> ..		—	0.24	—	—
<i>Ancylastrum</i> <i>fluviale</i>		—	0.58	—	—
<i>Onchidella celtica</i> ..	Marin	—	—0.27	—	0.4; 0.5
OPERCULÉS :					
<i>Cyclostoma elegans</i> .	Terrestre	—	64; 114	—	—
<i>Viviparus fasciatus</i> .	Eau douce	18; 52	—	5,1; 5,5	—
<i>Bithynia tentaculata</i>		—	5.1; 4.8	—	—
<i>Hydrobia jenkinsi</i> ..	Marin	—	0; 0; 0.	—	—
<i>Buccinum undatum</i> .		4.1; 6.4; 4.2; 1.7	—	—	—
<i>Gibbula umbilicalis</i> .		1.9; 2.65	—	—	—
<i>Osilinus lineatus</i> ..		2.8; 1.6; 0.56	—	—	—
<i>Nassarius reticulatus</i>		2.9	—	—	—
<i>Nucella lapillus</i>		5.2; 7.05; 0 88	—	—	—

Animal	Habitat	Mgr. d'acide urique par gr. de tissu sec			
		Néphridies	Ensemble du corps	Corps moins les néphridies	Masses viscérales et musculature
<i>Turritella communis</i>		6,0	—	—	—
<i>Littorina littorea</i> ...		1,3; 1,6; 1,3	trace 0,2	—	—
<i>Littorina littoralis</i> ..		—	0,3; 0,4	—	—
<i>Littorina rudis</i>		5,1	0,4; 0,5; 1,2;	—	—
			1,5; 1,5	—	—
<i>Littorinae neritoides</i>	Terrestre	—	1,7; 4,3;	—	—
			0,7; 0,5	—	—
TECTIBRANCHES :	Marin	4,64	—	—	—
<i>Scaphander</i>					
<i>lignarius</i>		—	trace	—	—
NUDIBRANCHES :					
<i>Idulia coronata</i>		—	—	—	4,2; 2,9
<i>Sphaerostoma</i>					
<i>hombergi</i>		—			
<i>Aeolidia papillosa</i> ..		—	1,2; 2,1	—	—
<i>Archidoris</i>					
<i>britannica</i>		—	—	—	0,4
<i>Onchidoris fusca</i> ..		—	trace	—	—
<i>Coryphella</i>					
<i>rufibranchiata</i>		—	trace	—	—
ASPIDIBRANCHES :					
<i>Patella vulgata</i>		0,58; 0,41	—	—	0,22

Needham conclut qu'à l'intérieur du groupe des Gastéropodes le métabolisme urique (si on le conçoit proportionné à la rétention de l'acide urique des tissus) marque une adaptation à la vie terrestre.

Delaunay, qui a étudié le même problème, arrive à des conclusions semblables. Il fait cependant remarquer que souvent, à côté de l'acide urique, on retrouve une forte excrétion d'urée. Il donne les chiffres suivants :

Chez *Aplysie* (Gastéropode marin), il dose les excréta dans l'eau de mer où a séjourné l'animal. Il trouve : N

ammoniacal : 30 % ; N de l'urée : 10 % ; N des acides aminés : 13 % ; N des substances puriques : 16,7 % ; dont 9,2 % sous forme d'azote de l'acide urique (il s'agit de pourcentages de l'azote non protéique). Chez l'Escargot, l'auteur trouve 14,22 % d'azote ammoniacal ; 17,22 % d'azote de l'urée et une très grande quantité d'acide urique.

Delaunay constate lui aussi l'importante accumulation sous forme d'acide urique dans l'organe de Bojanus des déchets azotés pendant l'hibernation. Dans des extraits désalbuminés de l'organe de Bojanus, Delaunay trouve surtout de l'acide urique, mais aussi de l'ammoniaque et de l'urée.

Chez la Limace, enfin, Delaunay trouve : N de l'ammoniaque : 4 à 5 % ; N de l'urée : 60 à 80 %. Donc, pour la Limace en digestion, c'est surtout de l'urée que l'on retrouve dans les excréta. Delaunay conclut de ces expériences : « La présence d'urée à côté de l'acide urique chez l'Escargot, la très forte excrétion d'urée de la Limace rouge, sont à retenir, car ces faits laissent supposer que l'uréogenèse et l'uricogenèse à partir des sels ammoniacaux peuvent coexister chez certains Invertébrés ».

Il semble que l'on puisse tirer, comme le fait remarquer Delaunay, une conclusion générale de tous les faits signalés par les différents auteurs :

1° L'ammoniaque, déchet initial, est excrété directement chez les Mollusques inférieurs aquatiques ;

2° La formation d'urée à partir de l'ammoniaque s'observe chez les animaux dont l'épuration est devenue difficile, telle par exemple la Limace ;

3° La formation d'acide urique à partir de l'ammoniaque s'observe surtout chez les animaux terrestres et

particulièrement chez ceux qui sont obligés de vivre en vase clos pendant certaines périodes, tel l'Escargot en hibernation.

F. — Mécanisme de l'Ammoniogénèse

Il nous reste à étudier l'origine de l'ammoniaque. Nous avons vu que cette substance, ou bien était excrétée directement, ou bien était un intermédiaire important du catabolisme azoté. Ce problème a été peu étudié. Delaunay pense que la majeure partie de l'ammoniaque se forme à partir des acides aminés dans les organes digestifs. Il invoque les arguments suivants :

a) L'extrait désalbuminé des organes digestifs contient beaucoup d'azote aminé et beaucoup d'azote ammoniacal ;

b) Les organes digestifs des Mollusques à forte excrétion ammoniacale contiennent plus d'ammoniaque que les autres organes ;

c) L'autolyse des divers organes en milieu antiseptique montre que l'intensité de l'ammoniogénèse est parallèle à l'intensité de la protéolyse et de la nucléoprotéolyse. Le mécanisme *in vivo* de cette désamination nous est complètement inconnu.

G. — L'excrétion de l'Azote

Nous avons déjà eu souvent l'occasion d'en parler à propos du catabolisme des protides. La plupart des

travaux, en effet, sont basés sur la teneur respective des différents déchets azotés dans le sang et dans l'urine. En conclusion des différents travaux déjà cités, l'on peut affirmer que cette élimination se fait par un travail de concentration du rein. Florkin donne quelques chiffres bien démonstratifs. Chez *Anodonta cygnea* :

Chiffres en mgr. d'Azote pour 100 cc. de sang ou d'urine :

	Sang	Urine
Azote total	2,78 - 9,25	14,17 - 24,52
Azote protéinique	2,15 - 7,35	12,83 - 21,42
Azote non protéinique	0,63 - 2,25	1,56 - 4,37

La teneur en azote non protéinique de l'urine est donc nettement plus élevée que celle du sang et signe bien le travail de concentration du rein. Rappelons qu'à côté de cette forme d'excrétion azotée, il n'est pas impossible qu'il existe chez certains Mollusques, comme chez les Mammifères, une formation d'ammoniaque au niveau du rein.

H. — Productions toxiques

Une sécrétion intéressante étudiée par Botazzi est celle de la glande salivaire postérieure d'*Octopus macropus*. Ce n'est pas une vraie glande salivaire, mais une glande à venin. Lorsqu'on laisse reposer pendant quelque temps un extrait de la glande, on voit apparaître des cristaux de tyrosine. Botazzi émet l'hypothèse que cette tyrosine pourrait provenir de l'hy-

droxy - phényl - éthylamine, substance décelée par Henze dans l'extrait alcoolique de la glande salivaire postérieure. Cette étude a été reprise récemment par Henze, qui dose la tyramine et la tyrosine par la méthode de Witmark. Il trouve des quantités de tyrosine de l'ordre de : 0,0004 gr., et des quantités de tyramine de l'ordre de : 0,002 gr. (quantité obtenue à partir des extraits de deux glandes de poids moyen : 2 gr.). Ces quantités de tyrosine sont minimales ; il y a donc peu de probabilité que cette substance soit stockée dans la glande. Elle pourrait donc, ou bien être apportée par le sang, ou bien dériver de certaines albumines contenues dans la glande.

CHAPITRE IV

OXYDATI0NS ET REDUCTIONS

I. — La teneur en oxygène des eaux maritimes habitées par les mollusques

L'oxygène se dissout dans l'eau en fonction de la température et de la salinité. On a le tableau suivant :

Volume en cc. de l'oxygène dissous dans l'eau en fonction des différentes salinités et températures

Teneur en sels (gr. par litre)	Température			
	0°	10°	20°	30°
0 (eau distillée)	10,3	8,0	6,4	5,4
10	9,13	7,19	5,95	5,01
35 (eau de mer)	8,08	6,44	5,38	4,52

Ainsi, dans nos climats, l'eau de mer renferme 6 à 7 cc. d'oxygène par litre, tandis qu'un litre d'air en renferme environ 210. Il y a donc 30 fois moins d'oxygène dans un volume d'eau de mer que dans le même volume d'air.

A. — DANS L'EAU DE MER, il convient de distinguer diverses zones :

a) *Dans la zone littorale*, Chauchard a défini les diverses influences qui agissent sur l'oxygène dissous. Il a décelé l'action d'un certain nombre de facteurs :

1° Les marées diminuent l'oxygène dissous ;

2° Les substances organiques le diminuent aussi en général. Ce sont d'ailleurs surtout les matières organiques terrigènes qui agissent ainsi ;

3° L'agitation le diminue généralement ;

4° Par contre, les eaux mortes l'augmentent ;

5° La photosynthèse l'accroît sensiblement. Elle est en grande partie à l'origine des variations journalières ;

6° Les saisons agissent sur l'oxygène dissous ; c'est au printemps que le taux d'oxygène est le plus élevé.

Dans cette zone, il faut tenir compte aussi des marées qui laissent le plus souvent l'animal avec une réserve d'oxygène représentée par la quantité de ce gaz dissous dans l'eau conservée dans sa coquille pendant la marée.

b) *Dans les zones profondes* : A une faible profondeur, entre 100 et 200 mètres, on trouve en général de 4 à 6 cc. d'oxygène par litre.

Dans les grandes profondeurs, on trouve beaucoup moins d'oxygène, en général 2 à 4 cc. par litre.

B. — DANS L'EAU DOUCE :

a) La teneur est très variable suivant l'agitation de l'eau (les cascades par exemple, qui semblent l'enrichir en oxygène). Elle est ainsi en opposition avec l'eau de mer. Cette différence est sans doute due à la salinité

de l'une et de l'autre qui permet une saturation plus élevée pour l'eau douce que pour l'eau de mer.

b) La pression atmosphérique. Elle peut tomber assez bas en été lors des très grandes dépressions.

c) Elle varie enfin avec la traversée des villes qui apporte des substances organiques et diminue l'oxygène dissous.

II. — Absorption de l'oxygène par les branchies ou la chambre respiratoire

Le corps des Mollusques peut être divisé en trois parties : la tête, le pied et la masse viscérale. Cette dernière est recouverte par une peau fine qui porte le nom de manteau. Ce manteau sécrète souvent une coquille calcaire. En outre, ce manteau produit un ou plusieurs lambeaux qui viennent enclore une cavité appelée cavité du manteau.

Chez les Lamellibranches, dans la partie antérieure de la cavité du manteau se trouvent les branchies. En arrière, la cavité du manteau est divisée par une cloison horizontale en un étage supérieur et un étage inférieur. Le premier s'ouvre par un siphon dorsal, le second par un siphon ventral. Pendant l'activité de l'animal, un courant d'eau passe constamment entrant par le siphon ventral, s'insinuant à travers les lamelles des branchies et sortant par le siphon dorsal. Le courant est facilité par des mouvements ciliaires. La quantité d'eau qui passe ainsi dans la cavité du manteau est considérable.

A marée basse, le CO_2 s'accumule dans la cavité du manteau. Il s'ensuit une diminution de l'activité ciliaire, puis bientôt un arrêt des mouvements des cils, ce qui évite une perte inutile d'oxygène dans ce tissu. Quand la marée revient, les cils peuvent reprendre immédiatement leur activité.

Chez les Céphalopodes, à la partie dite postérieure se trouve la cavité du manteau. La partie principale du pied des Céphalopodes est adaptée à des buts respiratoires. Chez les Céphalopodes dibranchiaux, tel que la Seiche, le squelette est interne, ce qui fait que le manteau devient très mobile et très musclé. Au moyen de ses muscles, l'animal peut provoquer, à l'intérieur de la cavité du manteau, d'abondants courants d'eau. Au repos, ces mouvements sont rythmiques et mesurés et ne sont réalisés que pour renouveler l'eau nécessaire à la respiration. Si l'animal est excité ou alarmé, les muscles ont des contractions violentes et l'éjection spasmodique de l'eau permet à l'animal de bondir.

Chez les Gastéropodes marins, la cavité du manteau a une large ouverture sur l'extérieur. Une partie du bord du manteau (siphon) est modifiée pour former un canal spécial par lequel de l'eau fraîche est dirigée par l'action des cils qui entourent les branchies. Cette eau sert à la respiration.

Chez les Gastéropodes pulmonés, la cavité du manteau est transformée en poumon. Dès lors, un premier mécanisme doit être mis en œuvre pour éviter la dessiccation du tissu respiratoire, si délicat par l'évaporation. En outre, un second mécanisme doit viser à renouveler l'air à l'intérieur de la cavité. La diminution de l'ouverture de la fente respiratoire devient une modification nécessaire. Si l'on fait une section à travers le poumon d'un escargot, on voit que le manteau forme le toit de la cavité. Ce toit est recouvert de canalicules dans lesquels cheminent les veines pulmonaires. Celles-ci convergent ensuite vers l'oreillette. Le plancher de la cavité est arqué et a une couche de muscles qui permet des contractions rythmiques. Quand les muscles se contractent, le plancher s'aplatit et l'air est inspiré. A la limite de contraction, une valve glisse à travers l'ouverture du manteau. Quand le muscle se relâche, la cavité diminue de dimension et les échanges gazeux avec le sang des vaisseaux du toit sont facilités par l'augmentation de pression de l'air contenu dans la cavité du manteau. Le pneumostome s'ouvre ensuite et l'air est rejeté. Une nouvelle contraction inaugure un nouveau cycle. Ce rythme respiratoire n'est pas aussi régulier ni aussi fréquent que celui des vertébrés. Il peut cesser pendant l'hiver, quand l'escargot hiberne.

III. — Le transport de l'oxygène

L'oxygène se dissout dans le plasma, se combine ensuite avec le pigment respiratoire. Il est transporté ainsi jusqu'aux tissus, où, au fur et à mesure des nécessités, il repasse en solution dans le plasma, puis sert aux oxydations tissulaires.

Différents points sont à examiner :

1° LES GLOBULES ROUGES. — Des globules rouges nucléés se rencontrent dans le sang de quelques Mollusques (*Neomenia*), surtout Lamellibranches (*Arca*, *Pectunculus*, *Capsa*, *Tellina*, *Solen*). Ces hématies se rencontrent souvent dans le liquide collomique. Le pigment respiratoire sera, suivant les espèces, ou fixé sur les hématies ou dissous dans le plasma.

2° LES PIGMENTS RESPIRATOIRES DES MOLLUSQUES. — Les Mollusques présentent dans leur sang deux sortes de pigments respiratoires : les érythrocruorines et les hémocyanines.

a) *Les érythrocruorines* : Il s'agit de chromoprotéides hématiniques, ainsi dénommées par Svedberg et Erikson (1932), qui reprennent un terme de Lan-kaster (1870). Ces pigments se rapprochent de l'hémoglobine des Mammifères. Vlès, qui les a étudiés, a créé pour eux le groupe des « protohémoglobines » en insistant sur les différences qui existent entre ces hémoglobines d'Invertébrés et les hémoglobines des Vertébrés.

Les érythrocruorines ont été peu étudiées ; elles sont

signalées dans les hématies de *Cardita sulcata* et de *Petunculus violaceus* par Winterstein, chez *Planorbis corneus* par Dhéré, Borden, Leith. Leur préparation se réalise ainsi : on recueille le sang par ponction des vaisseaux, et on centrifuge. Après une dialyse prolongée, il se dépose des quantités minimales d'un protéide blanchâtre, que l'on sépare par centrifugation, et que l'on purifie par précipitation acétonique.

Leurs propriétés sont signalées par Vlès, qui insiste surtout sur les différences avec les hémoglobines des Mammifères : inégalité des rapports d'absorption spectrophotométriques, différence considérable dans les dérivés non scindés (méthémoglobine), différences disparaissant quand on étudie les dérivés de scission (hématine et hémochromogène). Il en conclut que c'est la copule protidique et non la copule colorée qui est à l'origine de ces différences. Le point isoélectrique des érythrocrurines a été établi chez *Planorbis corneus* (Gastéropode) par Svedberg et Petersen. Il est de 4,77.

b) *Des hémocyanines* : Ce pigment est d'une telle importance que son étude mérite un plus large développement.

HISTORIQUE :

L'hémocyanine a été décrite pour la première fois par Frédéricq qui lui a donné son nom, en 1878. Dès ce moment, apparaissent des divergences de vue sur les liaisons chimiques responsables de la fonction respiratoire. L'hémocyanine est étudiée par Kruckenberg, Cuénot, Heim, Griffiths, Henze. Frédéricq affirme, mais sans en donner la preuve, que par l'action des

acides, l'hémocyanine, comme l'hémoglobine, est scindée en un groupement prosthétique contenant le cuivre et une fraction protéidique. Henze l'obtient sous forme cristallisée en aiguilles prismatiques, par la méthode de Hofmeister. Il réfute les affirmations de Frédéricq et montre que déjà des acides de faible concentration libèrent le cuivre de la molécule. Comme il ne parvient pas à obtenir une hémine par l'action des acides (comme cela se produit pour l'hémoglobine), il conclut à la non existence d'un groupement prosthétique et donne à l'hémocyanine la structure d'un albuminate de cuivre. Kobert et Alsberg sont du même avis. Par contre, Dhéré, en 1920, revient à l'ancienne opinion de Frédéricq. Il conclut de ses recherches spectroscopiques que le cuivre n'est pas lié à une albumine, mais à un autre complexe organique. Il invoque en outre un argument physiologique : « On ne voit pas très bien, écrit-il, comment un simple albuminate de cuivre pourrait jouer le rôle de pigment respiratoire ».

Philippi, par la méthode de destruction au moyen des alcalis, obtient de petites quantités d'une substance verte, non analysée, contenant 7 % de cuivre. Cette substance donnant une réaction pyrrolique, il croit avoir trouvé le groupement prosthétique et lui soupçonne une parenté avec celui de la chlorophylle.

Dhéré essaie en 1929 d'obtenir ce groupement prosthétique par d'autres procédés. Il réalise une destruction fermentaire de l'hémocyanine par la papaïne, mais il semble que cet auteur n'ait pas tenu compte suffisamment du fait que la papaïne, dans son action protéolytique, est fortement inhibée par le cuivre présent.

Redfield, par des examens spectroscopiques, conclut à l'existence d'un « groupe chromatique ».

Toutes ces études sont complétées par les travaux récents de Roche en France, Hernler et Philippi, Schmitz, Svedberg, à l'étranger.

CONSTITUTION :

a) *La composition élémentaire* de l'hémocyanine a été déterminée par divers auteurs : Hernler et Philippi, en 1933, étudient des produits préparés avec un soin particulier. Ils appliquent la méthode de Pregl à un grand nombre d'échantillons d'hémocyanine. Leurs travaux et ceux d'un grand nombre d'autres auteurs : Henze, Dhéré, Begemann, Alsberg et Clark, Redfield, Coolidge et Schott, Montgomméry, Quagliariello, sont groupés dans un tableau donné par Roche :

<i>Hémocyanine de :</i>	<i>Etat</i>	<i>C %</i>	<i>H %</i>	<i>N %</i>	<i>S %</i>	<i>Cu %</i>
<i>Octopus vulgaris</i> (Henze)	crystallisé	53,6	7,3	16,09	0,85	0,38
« (Quagliariello)	crystallisé			16,09		
<i>Limulus polyphemus</i> (Artsberg et Clark)	amorphe	48,9	7,1	16,18	1,56	0,28
« (Redfield, Coolidge et Schott)	»			17,30		0,17
« (Montgommery)	»			17,30		0,17
« (Hernler et Philippi)	»	53,4	6,9	16,90	1 10	0,17
<i>Homarus americanus</i> (Hernler et Philippi)	»	53,0	6,8	16,78	0,98	0,18
<i>Helix pomatia</i> (Dhéré)	crystallisé					0,25
« (Begemann)	»					
« (Hernler et Philippi)	»	53,0	6,9	15,15	0,76	0,24
<i>Octopus vulgaris</i> (Hernler et Philippi)	amorphe	53,4	6,9	15,98	1,64	0,25
<i>Loligo pealei</i> (Hernler et Philippi)	»	52,7	6,8	15,75	1,19	0,26
<i>Busycon canaliculatum</i> (Hernler et Philippi)	»	53,5	6,6	15,90	1,33	0,24

Roche, la même année, donne la composition élémentaire d'échantillons d'hémocyanine préparée par lui. Le carbone, le soufre et l'hydrogène sont dosés par la méthode de Pregl. L'azote par microkjedahl, le cuivre par la méthode de Guillemet. Il obtient les résultats suivants :

	C %	H %	N %	S %	Cu %
<i>Helix pomatia</i>	53,14	6,78	15,14	0,73	0 250
<i>Helix aspersa</i>	53,02	6,79	15,22	0,71	0,243
<i>Octopus vulgaris</i>	53,76	6,82	16,08	0,07	0 253
<i>Sepia officinalis</i>	52,35	6,93	15,81	1,04	0 256
<i>Eledone moschata</i> ..	51,53	6,91	15,81	1,13	0 247
<i>Loligo pealei</i>	52,75	6,8	15,75	1,19	0 260
<i>Busycon canaliculatum</i>	53,5	6,65	15,9	1,23	0 245

D'après Roche, cette étude apporte de nouveaux éléments en faveur de la diversité des hémocyanines.

b) *Les produits d'hydrolyse.* En traitant de l'hémocyanine par de la soude à 10 %, elle devient d'abord inapte au transport de l'oxygène, puis elle se dédouble en un protéide incolore et en une substance organique colorée contenant le cuivre. Cette substance organique représente le groupement prosthétique et a été appelée hémocuprine. Il semble bien que les diverses hémocyanines contiennent la même hémocuprine. Cependant les dérivés obtenus par les différents auteurs ne sont pas forcément identiques, des variations existant suivant les espèces et même les individus, comme nous le verrons plus loin. Philippi obtient un dérivé qui contient 7 % de cuivre. Schmitz, par action de la soude, obtient en passant par une substance verte encore indéterminée le sel de sodium de l'hémocuprine

à partir duquel, par action d'acide faible, il prépare l'hémocuprine, verte, indissociée et libre. L'analyse élémentaire de ce produit donne les résultats suivants: C = 45,4 %, H = 6,99 %, N = 12,58 %, Cu = 6,27 %. Cette hémocuprine est obtenue à partir du sang d'*Octopus vulgaris*.

Il semble que l'hémocuprine, dont la nature est encore inconnue, ne contienne pas de noyau porphyrinique. Ceci paraît indiqué par le fait que la fluorescence et les propriétés peroxydasiques des métalloporphyrines lui font défaut.

La portion protéidique renferme des acides aminés, étudiés par Hernler et Philippi, d'une part, par Roche, d'autre part. Roche a rassemblé les valeurs déterminées par ces auteurs et lui-même dans le tableau suivant :

Hémocyanine de	Tyrosine %	Tryptophane %	Arginine %	Histidine %	Lysine %	Cystine %
<i>Helix pomatia</i> ..	4,59	5,90	5,26	5,81	7,46	2,05
<i>Helix aspersa</i> ...	4,42	5,81	5,18	6,15	6,91	1,91
<i>Octopus vulgaris</i>	4,59	4,86	5,19	5,98	8,03	1,95
<i>Eledone moschata</i>	3,89	5,68	5,44	6,11	8,47	2,08
<i>Sepia officinalis</i> .	4,82	5,55	5,62	5,92	7,90	2,02

Roche, enfin, a dosé tout récemment la leucine, la valine, et l'alanine, dans les hémocyanines de quelques Mollusques :

*Teneurs en leucine, en valine et alanine %
de différentes hémocyanines :*

Origine	Leucine %	Valine %	Arginine %
<i>Eledone moschata</i>	11,63	3,62	5,88
<i>Helix pomatia</i>	9,17	7,64	3,82
<i>Octopus vulgaris</i>	10,93	6,37	7,54
<i>Sepia officinalis</i>	7,04	6,25	3,58

Ici aussi, comme pour la composition élémentaire, on constate des variations dans la teneur en acides aminés des hémocyanines provenant d'espèces différentes.

Trois remarques intéressantes découlent de cette étude de la composition des hémocyanines :

1° Les hémocyanines des Mollusques sont assez différentes de celles des Crustacés et de la Limule, comme il ressort des chiffres donnés par différents auteurs pour ces animaux. Cette diversité est surtout frappante en ce qui concerne le cuivre et les acides aminés : les hémocyanines des Mollusques sont plus pauvres en cuivre et en acides aminés (surtout diamnés, telle l'histidine), que celles des Crustacés et de la Limule.

2° Dans le cadre même des Mollusques, on note une différence de composition d'une espèce à l'autre, différence portant surtout sur la teneur en soufre et particulièrement mise en relief si l'on étudie le rapport arginine

—, Roche donne le tableau suivant :

Origine du pigment	Arginine %	Soufre %	$\frac{\text{Arginine}}{\text{Soufre}}$
<i>Helix pomatia</i>	5,26	0,712	1,34
<i>Helix aspersa</i>	5,18	0,730	1,35
<i>Octopus vulgaris</i>	5,19	1,057	0,78
<i>Eledone moschata</i>	5,44	1,130	0,91
<i>Sepia officinalis</i>	5,62	1,010	1,02

Ce rapport est particulièrement élevé chez *Helix* et particulièrement bas chez *Octopus*.

3° Dans le cadre même d'une espèce, on note des variations individuelles particulièrement démonstratives si l'on étudie le rapport $\frac{\text{arginine}}{\text{soufre}}$, comme le montre Roche en groupant différentes analyses.

Origine du pigment		Alanine %	Soufre %	$\frac{\text{Arginine}}{\text{Soufre}}$
<i>Helix pomatia</i>	I	5,13	0,713	1,32
	II	5,50	0,749	1,34
	III	5,07	0,675	1,33
	IV	5,37	0,718	1,40
<i>Helix aspersa</i>	I	5,32	0,711	1,45
	II	5,14	0,749	1,25
<i>Octopus vulgaris</i>	I	6,00	1,042	1,06
	II	4,90	1,042	0,70
	III	5,07	1,089	0,85
<i>Eledone moschata</i>	I	5,15	1,160	0,83
	II	5,93	1,100	0,99
<i>Sepia officinalis</i>	I	5,77	0,966	1,10
	II	5,31	0,966	1,01
	III	5,75	1,100	0,96

Ces variations individuelles s'expliquent peut-être d'après Roche, de la façon suivante : l'hémocyanine étant le seul protéide existant en quantité abondante dans l'hémolymph, assumerait, en plus de son rôle respiratoire, celui de transporteur d'acides aminés.

Du point de vue physiologique, ces différences de composition donnent un caractère propre à l'hémocyanine de chaque espèce animale et même de chaque individu. Nous retrouverons des faits analogues en étudiant les propriétés physico-chimiques de ces corps. Cet ensemble de données permet d'expliquer la grande plasticité de ces chromoprotéides respiratoires.

c) *Le poids moléculaire* des hémocyanines des Mollusques a été étudié par différents auteurs : Svedberg, par sa méthode d'ultracentrifugation, étudie chez *Helix pomatia* le poids moléculaire de l'hémocyanine. Ses conclusions sont les suivantes : la variation de la vitesse de sédimentation spécifique et la constante de diffusion de l'hémocyanine sont mesurées entre les pH 3,8 et 8,2. L'hémocyanine, dans une solution tampon d'acétate et de phosphate à pH compris entre 4,5 et 7,4, à une concentration de 0,089 %, possède un poids moléculaire de 5.000.000. Comme on approche des pH limites, la molécule de protéide s'hydrate ; quand les limites sont dépassées, il arrive rapidement une désintégration moléculaire en petites particules, de dimensions non déterminées. Dans la zone acide, la désintégration est dans ses premiers temps réversible. Mais la désintégration des produits d'abord formés se poursuit lentement et bientôt elle est irréversible. Les pH pour lesquels se produit la désintégration sont les mêmes que ceux pour lesquels la viscosité du sérum d'Escargot augmente rapidement.

Par la même méthode, Svedberg et Erikson déterminent le poids moléculaire d'*Octopus vulgaris*. Ils aboutissent aux conclusions suivantes : de pH 4,3 à pH 9,7, les solutions cristallisées d'hémocyanine d'*Octopus* comprennent deux composants :

— un composant à poids moléculaire élevé qu'ils appellent A. Sa constante de sédimentation est indépendante du pH et a une valeur moyenne de $43,2 \times 10^{-13}$;

— un composant de poids moléculaire bas qu'ils ap-

pellent B. Sa constante de sédimentation varie avec le pH et montre un maximum à pH 5,2.

Le composant A prédomine dans les régions de pH 4,3 à 4,5 et 7,9 à 9,7. Il est moins abondant dans les régions de pH 5 à pH 7,2. Il est très peu concentré pour les pH entre 4,5 à 5 et 7,2 à 7,9. La mutation d'un composant à l'autre est réversible. En dessous de pH 4,3, et au-dessus de pH 9,7, il n'existe pas de composant B. Le composant A seulement constitue une espèce moléculaire puisque lui seul a une constante indépendante du pH. Du chiffre trouvé pour l'équilibre de sédimentation, on conclut à un poids moléculaire d'environ 2.000.000. La molécule d'hémocyanine d'Ocotopus n'est pas sphérique. Son nombre de dissymétrie est de 1,24.

Svedberg et Erikson, poursuivant leurs recherches sur le poids moléculaire de l'hémocyanine d'*Helix pomatia*, constatent un phénomène jusqu'alors inconnu, à savoir une variation importante de la constante de diffusion quand la concentration tombe en dessous d'une certaine limite. La vitesse de sédimentation, de même que l'équilibre de sédimentation, montrent que le poids moléculaire, en solution diluée, à pH 4,7, est de 5.000.000 ($\pm 5\%$). Dans les limites des erreurs expérimentales, toutes les molécules d'hémocyanine d'*Helix pomatia*, à pH 4,7, ont le même poids et les mêmes dimensions. Chaque molécule doit être regardée comme un individu chimique. Ce sont des molécules pratiquement sphériques, avec un rayon de $12,1 \times 10^{-7}$.

Roche, en 1936, a repris ces différentes mensurations en déterminant les poids moléculaires par pression os-

motique. Le tableau suivant, emprunté à Roche, groupe les poids moléculaires des hémocyanines des Mollusques :

Hémocyanine du plasma de	Poids moléculaire déterminé par :	
	Pression osmotique (G.-S. et M.-E. Adair, A. et J. Roche)	Ultracentrifugation (Svedberg-
<i>Octopus vulgaris</i> (Mollusque octopode)	700.100	360.000
<i>Eledone moschata</i> (Mollusque octopode). ..		2.000.000
<i>Eledone cirrhosa</i> (Mollusque octopode)		360.000
		2.000.000
		360.000
		2.000.000
<i>Loligo vulgaris</i> (Mollusque décapode)		2.750.000
<i>Septola oweniana</i> (Mollusque décapode) ..		2.750.000
<i>Rossia macrosoma</i> (Mollusque décapode) ..		2.750.000
<i>Sepia officinalis</i> (Mollusque décapode)		2.750.000
<i>Paludina vivipara</i> (Mollusque gastérode) ..		5.100.000
<i>Paludina contecta</i> (Mollusque gastérode) ..		5.100.000
<i>Littorina littorea</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Buccinum undatum</i> (Mollusque gastérode) ..		5.100.000
<i>Neptunea antiqua</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Limnea stagnalis</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Achatina fulva</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Helix pomatia</i> (Mollusque gastérode)	2.400.000	5.100.000
<i>Helix pisana</i> (Mollusque gastérode)	850.000	
<i>Helix arbustorum</i> (Mollusque gastérode) ..		5.100.000
<i>Helix nemoralis</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Helix hortensis</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Limax maximus</i> (Mollusque gastérode)		5.100.000
<i>Agriolimax agrestis</i> (Mollusque gastérode) ..		5.100.000
<i>Arion empiricorum</i> (Mollusque gastérode) ..		

Grabar, en 1936, par ultrafiltration fractionnée de l'hémocyanine de l'Escargot, trouve comme diamètre de la molécule le chiffre de 29 $\mu\mu$. Ce chiffre est voisin de celui trouvé par Svedberg et Chirnoaga, qui ont calculé à la molécule un diamètre de 24 $\mu\mu$.

Enfin, des variations physiologiques du poids moléculaire de l'hémocyanine ont été constatées, comme il ressort des différentes mesures entreprises à des moments différents de l'année par Roche. Il trouve les chiffres suivants :

Mois	Poids moléculaire moyen	Mois	Poids moléculaire moyen
Novembre.	1.450.000	Février	540.000
Décembre	680.000	Juin	630.000
Janvier	675.000	Septembre	1.500.000

On note donc une influence de l'hibernation. L'intérêt de ces résultats réside dans le fait qu'ils permettent de conclure à l'existence de variations dans l'état micellaire du pigment respiratoire chez l'animal dans différentes conditions physiologiques.

d) Préparation :

La préparation généralement suivie est celle de Dhéré, plus ou moins modifiée. L'hémocyanine est préparée à partir du sang de mollusque par précipitation au moyen d'une solution saturée de sulfate d'ammoniaque. On laisse séjourner pendant une semaine à 0°, puis on dialyse. On obtient de beaux cristaux bleus d'oxyhémocyanine ayant la forme d'octaèdres quadratiques tronqués biréfringents, ou de bipyramides hexagonales.

Roche traite en outre par l'acétone et sèche à 37°, puis à 105° jusqu'à poids constant.

e) Propriétés physiques :

L'hémocyanine est soluble dans l'eau en présence de traces d'électrolyte. Les solutions sont bleues en

couche mince, rouge violet sous une épaisseur plus forte.

Le spectre dans le visible pour les oxyhémocyanines a été étudié par Kruckenberg. Cet auteur constate, en opérant avec du sang d'Escargot, que les rayons jaunes sont un peu plus fortement absorbés que les autres. Des observations plus précises sont faites en 1913 par Dhéré et Burdel. Ils opèrent sur des oxyhémocyanines cristallisées, obtenues à partir du sang de l'Escargot et de la Seiche. En dissolvant ces cristaux dans du carbonate de soude, à N/100, ils obtiennent une solution relativement limpide qui offre une bande d'absorption très accusée, s'étendant, pour une largeur moyenne, entre les radiations $\lambda = 610 \mu\mu$ et $\lambda = 531 \mu\mu$.

Ces résultats sont confirmés par des mesures effectuées la même année par Vlès sur le sang de Poulpe.

Le spectre d'absorption dans l'ultra-violet a été déterminé par Dhéré, qui trouve deux bandes en $\lambda = 2.926$ à 2.628 et $\lambda = 3.640$ à 3.286 .

Cette étude est reprise par Roche qui, tenant compte du fait que les hémocyanines ne suivent pas la loi de Beer en solution diluée, opère dans des conditions rigoureusement déterminées, à savoir : une teneur en azote de 0 mgr. 280 par cc.; un pH de 6,6; la solution est examinée sous 2 cm. de 4.000 à 3.000 Å et sous un cm. de 3.000 à 2.300 Å. Le spectre obtenu possède deux bandes dont les sommets correspondent respectivement à 3.450 et 2.780 Å, la première étant caractéristique du groupement prosthétique, la seconde, du protéide.

Le pH iso-électrique a été mesuré par divers au-

teurs : pour le Poulpe, Quagliariello trouve pH 4,8 ; pour l'Escargot, Svedberg et Petersen trouvent pH 4,5 à 5,5. Roche, enfin, détermine le pH iso-électrique par cataphorèse et trouve les résultats rassemblés dans le tableau ci-dessous :

Espèce animale	Point isoélectrique
<i>Helix pomatia</i>	5,10
<i>Octopus vulgaris</i>	4,80
<i>Eledone moscata</i>	4,70
<i>Sepia officinalis</i>	4,80

f) Propriétés chimiques :

1° Combinaison avec les acides et les bases.

Toutes les hémocyanines fixent les acides comme les bases monovalents de pK 2,9 à 2,3 suivant les cas (Roche). La capacité de combinaison maxima de ces pigments avec les acides a les valeurs suivantes, d'après Roche :

Hémocyanine de	Nombre de molécules de HCl $\times 10^{-5}$ par gr. d'hémocyanine
<i>Helix pomatia</i>	96
<i>Octopus vulgaris</i>	110
<i>Sepia officinalis</i>	108

Ce qui permet de différencier les hémocyanines dans leur aptitude à fixer les acides est donc uniquement leur capacité de combinaison maxima avec ceux-ci.

Avec les bases : Roche montre que toutes les hémocyanines contiennent trois groupes de fonctions (ou trois fonctions) présentant des pK assez caractéristi-

ques, dont les valeurs sont : $pK = 6,6$ à $7,0$; $pK = 7,8$ à $8,4$ et $pK = 10,5$. Les pK du groupe des fonctions acides les plus dissociées présentent toujours une valeur plus élevée dans la forme réduite que dans la forme oxygénée. Ainsi l'on a :

Hémocyanine de	pK (oxygéné)	pK (réduit)
<i>Helix pomatia</i>	7,0	7,5
<i>Sepia officinalis</i>	6,8	7,2

Au contraire, les pK des formes acides plus faibles ne subissent pas l'influence de l'oxygénation du pigment.

2° Les combinaisons oxygénées des hémocyanines :

Elles ont été étudiées pour la première fois par Griffiths en 1892. Il trouve une grande valeur respiratoire à l'hémocyanine, puisqu'elle lie jusqu'à 12,9 à 14,6 d'O². Cuénot trouve pour l'hémocyanine d'*Helix pomatia*, saturée en O² des chiffres de 1,15 à 1,22.

Ces études sont reprises par Dhéré qui se demande s'il y a parallélisme entre la quantité de cuivre de l'hémocyanine et son pouvoir de fixer l'oxygène.

Enfin, Redfield, Coolidge, Montgomméry trouvent que dans l'hémocyanine saturée d'oxygène, on peut

établir le rapport : $\frac{\text{Mol O}^2}{\text{Mol Cu}} = 0,5$.

Ce problème des relations entre le cuivre et la capacité respiratoire de l'hémocyanine est étudié en 1928 par Guillemet par sa méthode de dosage précis du cuivre. L'oxygène combiné est dosé dans l'appareil de

Van Slyke et Neill. Pour doser l'oxygène dissous, l'auteur emploie la méthode de Redfield : on détruit la combinaison hémocyanine-oxygène par une trace de cyanure de potassium ; on met le liquide en équilibre avec l'air et on dose l'oxygène libéré par l'action du vide dans l'appareil de Van Slyke. Les chiffres donnés par l'auteur pour le sang d'*Helix pomatia* confirment les résultats de Redfield.

De même, l'hémocyanine se combine à CO dans le rapport $\frac{\text{Mol CO}}{\text{Mol Cu}} = 0,5$, comme l'indique Root.

3° Courbe de dissociation.

Kobert a trouvé en 1903 que par action d'acide cyanhydrique on peut libérer l'oxygène de l'oxyhé-

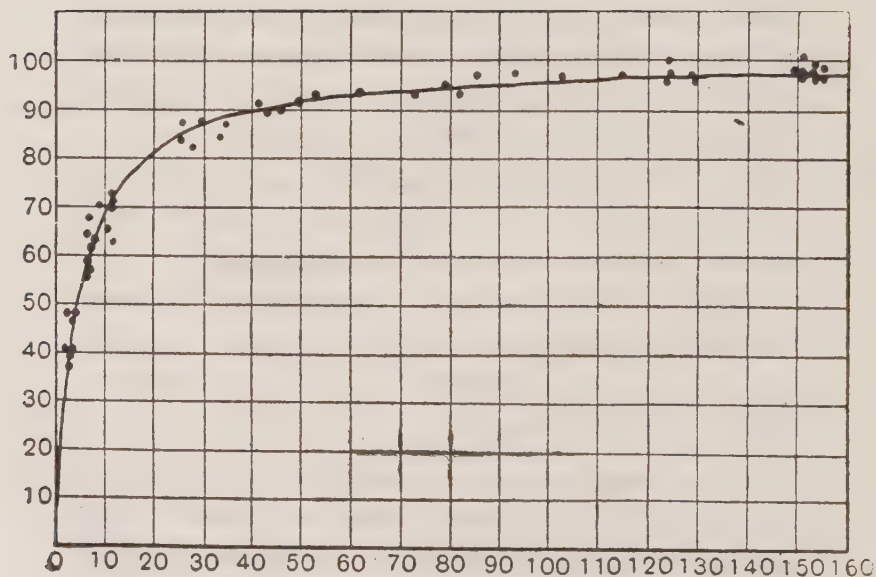


FIG. N° 1

Courbe de saturation en O² de l'hémocyanine
(d'après STEDMANN).

mocyanine. Stedmann étudie la courbe de dissociation de l'oxyhémocyanine d'*Helix pomatia*. Cette courbe a été déterminée à la température de 23° pour des pH compris entre 4,04 et 9,04. Les modifications du pH n'apportent pas de changement important à la courbe qui est de type hyperbolique. Stedmann conclut :

a) La combinaison entre l'hémocyanine et l'oxygène est du type chimique :



b) Chaque molécule d'hémocyanine contient deux atomes de cuivre.

c) L'hémocyanine est dispersée à l'état moléculaire dans ses solutions.

IV. — Les pigments respiratoires tissulaires

L'unique exemple que nous ayons trouvé dans la littérature est celui de l'*Hélicorubine*. Ce pigment se retrouve dans la bile des mollusques. Il s'agit d'une parahématine constituée par la combinaison d'une protohématine et d'une protéine. D'après Dhéré et Vegezzi, l'hélicorubine existe sous forme d'oxyhélicorubine et d'hélicorubine. Le passage d'une forme à l'autre se fait par réduction ou par oxydation. Son comportement est semblable à celui du cytochrome C.

L'hélicorubine est formée d'un protohème lié à un support azoté encore inconnu. Elle fixe l'oxygène

et se transforme facilement en oxyhélicorubine en milieu acide. La réaction est beaucoup plus lente en milieu alcalin. Ses conditions d'oxydation et de réduction ont été étudiées par Roche qui arrive aux conclusions suivantes :

1° L'oxyhélicorubine en solution de pH 5 à pH 6, passe à l'état d'hélicorubine quand on l'additionne de soude, jusqu'à pH 10 ou pH 11. La réduction est alors totale, égale à celle réalisée par addition d'hydrosulfite de sodium. Inversement l'acidification à pH 5-6 d'une solution alcaline d'hélicorubine transforme celle-ci quantitativement en oxyhélicorubine.

2° Il est impossible à pH 10-11 de convertir l'hélicorubine en oxyhélicorubine par passage d'un courant d'oxygène pur pendant 15 minutes dans la solution. La formation de l'oxyhélicorubine, à partir de l'hélicorubine, par acidification, a lieu tout aussi bien en l'absence qu'en la présence d'oxygène. Par ailleurs, l'addition d'une solution de ferricyanure de potassium à une solution d'hélicorubine y fait apparaître de l'oxyhélicorubine. Roche en conclut qu'il s'agit donc bien d'un composé d'oxydation ferrique et non d'un dérivé d'oxygénation.

3° La formation du corps oxydé par acidification et celle du corps réduit par alcalinisation représente deux réactions réversibles aboutissant entre pH 6 et 9 à l'équilibre hélicorubine $\rightleftharpoons$ oxyhélicorubine. La position de cet équilibre est déterminée par le pH du milieu; la saturation de ce milieu par l'oxygène ne modifie pas sensiblement cet équilibre.

Le spectre de l'oxyhélicorubine présente les caractères de celui des parahématines. On note deux bandes d'absorption, situées respectivement à $5.715 \text{ \AA}$ et $5.338 \text{ \AA}$. Cette dernière bande est de beaucoup la plus intense.

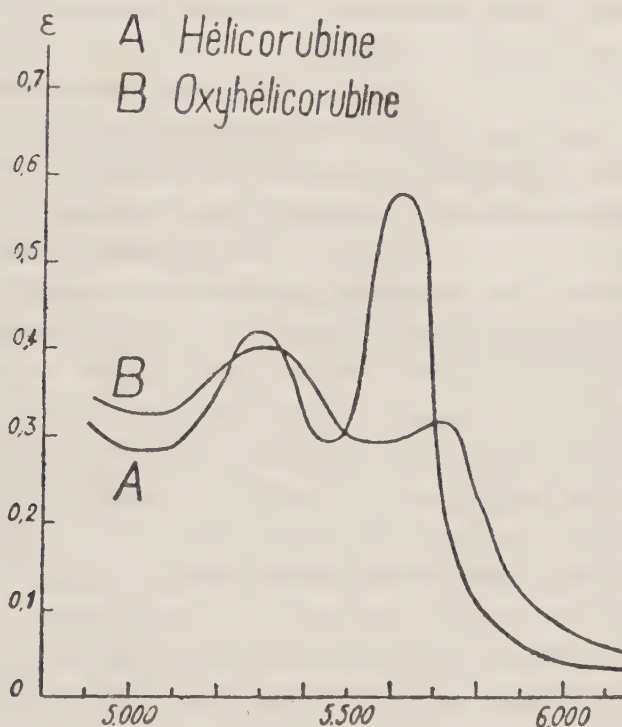


FIG. N° 2

Courbe du spectre d'absorption de l'hélicorubine
et de l'oxyhélicorubine
(d'après ROCHE).

V. — Hydrogénase et oxydase

On a retrouvé des déshydrogénases et des oxydases dans le style cristallin des mollusques. L'on sait que

ce style cristallin consiste en une baguette gélatineuse située dans le tractus digestif des Lamellibranches et de quelques Gastéropodes herbivores. Il est formé par une protéine du type globuline. Il s'agit d'une protéine amphotère solide entre pH 4 et 5,8. Il se dissout par les acides de l'estomac, abaissant le pH et réalisant une enzyme.

Il possède une fonction oxydo-réductrice : Berkeley trouve dans le style de *Saxidomus giganteus* un système d'oxydase comportant une peroxydase contenue dans le style lui-même et une substance auto-oxydable contenue dans le pied de l'animal. Ces expériences sont confirmées par Yonge qui signale la présence d'une oxydase dans le style cristallin d'*Ostrea edulis*, mais dans ce cas, la réaction de l'extrait de style avec le gaïac est très faible. Des expériences ultérieures de Berkeley signalent la présence d'une oxydase dans le style cristallin de *Paphia staminea* et de *Mya arenaria*, de différentes huîtres : *Ostrea virginica*, *Ostrea lurida*, *Ostrea gigas*.

Il existe aussi un système de déshydrogénase. Son activité dépend de l'action conjointe d'une substance contenue dans le style et d'une autre substance contenue dans le pied. Le système oxydase agit sur le glucose en donnant du glucozone. De même, en présence de bleu de méthylène et dans le vide, la déshydrogénase donne également du glucozone dans son action sur le glucose. On est ainsi amené à penser que le système oxydase joue le rôle d'accepteur d'hydrogène pour permettre l'action du système déshydrogénase.

VI. — Les transporteurs d'hydrogène

a) On a étudié l'action des transporteurs d'hydrogène sur les tissus des Mollusques in vitro. Cette étude a été faite par Chapheau dans sa thèse sur l'Huître. Il utilise la méthode de Warburg. Il obtient les résultats suivants :

1° Avec des transporteurs d'hydrogène de pH élevé (bleu de méthylène, bleu de crésyle, bleu de Capri) on a une augmentation nette des oxydations pendant quelques heures.

2° Avec des colorants basiques, de rH bas (rouge neutre, vert Janus, phénosafrine), on n'a pratiquement pas de changement respiratoire, si ce n'est une légère inhibition.

b) Les flavines ont été étudiées en même temps que l'acide ascorbique par Brooks et Paulais. Ils trouvent une moyenne de 0,70 γ de caroténoïdes par gramme de matière fraîche dans les branchies et le manteau des Huîtres étudiées, une moyenne de 15 γ par gramme de matière fraîche dans la masse viscérale. Les auteurs concluent, après des dosages faits aux différentes époques de l'année, que les flavines sont surtout accumulées dans les organes viscéraux et que leurs variations en quantité sont sensiblement parallèles dans les espèces étudiées à celles des infiniment petits chimiques minéraux.

c) Le glutathion a été étudié par Monier. Le dosage est fait par la technique de Tuncliffe : dosage di-

rect du glutathion réduit par iodométrie en présence d'empois d'amidon dans le filtrat trichloracétique des organes. Le glutathion total a été dosé par la même méthode après transformation de glutathion oxydé en glutathion réduit par hydrogénation. Le glutathion oxydé est calculé par différence. Voici le tableau donné par l'auteur.

Nom	Glutathion en mgr. pour 100 gr. de tissu frais						
	Hépto-pancréas		Muscle		Organes génitaux		
	G R	G O	G R	G O	G R	G O	
Lamellibranches :							
<i>Gryphaea angulata</i> . . .	86	3	34	20	—	—	
<i>Mytilus edulis</i>	139	17	85	28	90	12	
<i>Pecten jacobaeus</i>	181	10	26	11	♀ 107	5	
					♂ 100	100	
Céphalopodes :							
<i>Sepia officinalis</i>	326	13	29	44	♀ 162	35	
						(rouges)	
					♀ 76	36	
						(blancs)	
Gastéropodes :							
<i>Littorina littorea</i> . . .	148	15	67	11	—	—	
<i>Buccinum undatum</i> . .	162	10	48	30	111	28	

L'auteur formule les conclusions suivantes :

1° L'on peut classer les organes par ordre décroissant pour ce qui est de leur teneur en glutathion réduit : hépto-pancréas, glandes génitales, branchies, muscle, sang.

2° Le taux du glutathion oxydé est toujours beaucoup plus faible que celui du glutathion réduit : sa répartition dans les différents organes est sensiblement constante.

Il est possible que l'élaboration et la mise en résér-

ve du glutathion se fasse dans le foie, que de là il soit réparti dans les autres organes.

d) *L'acide ascorbique* a été dosé dans les tissus des Huîtres et des Gryphées vertes et blanches par Brooks et Paulais. Le dosage est fait par une solution de 2-6 dichlorophénol-indophénol. Les auteurs trouvent une moyenne de 15 γ d'acide l-ascorbique par gramme de matière fraîche d'animal. L'acide ascorbique, comme les caroténoïdes, et les flavines, est surtout accumulé dans les organes viscéraux.

Une étude très détaillée de la distribution de la vitamine C chez les Mollusques a été faite par Giroud et Rakoto-Ratsimamanga. Ces auteurs dosent la Vitamine C dans les différents tissus par la méthode de Tillmans. De nombreux résultats donnés par cette méthode sont contrôlés en employant la méthode de Bezsonoff (à l'acide monophosphomolybdotungstique). Voici les résultats de leurs nombreux dosages :

Chiffres en milligr. par gramme de matière fraîche :

Mytilus galloprovincialis :

Hépatopancreas	0,26
Branchies	0,13
Organes sexuels	0,17
Muscle du pied	0,06
Manteau chargé des produits sexuels	0,12
Manteau sans produits sexuels	0,03
Total	0,17

Ostrea edulis :

Hépatopancreas	0,12
Branchies	0,09
Manteau	0,06
Muscle	0,03

Venus verrucosa :

Hépatopancréas	0,28
Branchies	0,14
Muscles adducteurs	0,05
Pied	0,05

Cardium tuberculatum :

Hépatopancréas	0,29
Branchies	0,07
Manteau	0,05
Muscle du pied	0,08

Tapes texturalis :

Hépatopancréas	0,21
Branchies	0,16
Manteau non chargé d'œuf	0,015
Pied	0,06

Pecten maximus :

Hépatopancréas	0,115
Branchies	0,05
Glandes sexuelles-ovaire avec pigment caroténoïde	0,22
Glandes sexuelles-testicule sans pigment caroténoïde	0,04
Manteau	0,035
Muscle	0,03

Murex trunculus :

Hépatopancréas	0,10
Pied	0,03

Murex brandaris :

Hépatopancréas	0,10
Branchies	0,11
Manteau chargé d'œufs	0,14

Helix pomatia :

Hépatopancréas	0,34
Pied	0,05

Aplysia punctata :

Total	0,007
-----------------	-------

Sepia officinalis :

Hépatopancréas	0,30
Intestin lavé et séché	0,13
Branchies	0,14
Muscle du bras	0,03

Testicule.	0,22
Appareil excréteur.	0,06
Muscle du manteau	0,01
Glande hypobranchiale.	0,06

Octopus vulgaris :

Hépatopancréas	1,30
Intestin lavé.	0,02
Branchies	0,12
Glandes sexuelles	0,03

Ces auteurs constatent donc une richesse particulière des organes glandulaires comme le foie et les glandes sexuelles en Vitamine C, une teneur moyenne pour le tube digestif et une pauvreté relative de la musculature; ils soulignent le fait que malgré cela les muscles de Mollusques contiennent trois fois plus d'acide ascorbique que ceux des Vertébrés. Cette richesse des Mollusques en acide ascorbique présente un intérêt pratique; ces animaux, comme l'avait déjà fait remarquer Mme Randoïn, pour l'Huître, sont une source appréciable de Vitamine C lorsqu'ils sont consommés à l'état frais.

e) *La myohématine* : Nous l'étudierons au chapitre des Pigments.

VII. — Le rH des Tissus

Il a été très peu étudié. Aubel expérimente sur *Agriolimax agrestis*. Il fait séjourner l'animal pendant 4 à 5 jours dans l'azote. Il procède ensuite aux injections de colorant dans la sole pédieuse de l'animal avec une pipette effilée. Voici ses résultats :

a) Avec deux colorants de Clarck.

Le 2-6 dibromophénol-indophénol donne une décoloration totale et instantanée.

Le 1-naphtol-2-sulfonate-indophénol donne une décoloration partielle presque immédiate.

b) Avec les colorants vitaux.

L'auteur conclut que le rH physiologique en aérobiose est aux environs de 20; le rH en anaérobiose descend jusqu'à une limite comprise entre 5 et 6.

VIII. — Métabolisme en général. Métabolisme de base

L'étude de la consommation en oxygène des Mollusques a été faite par de nombreux auteurs; elle touche en effet de nombreux problèmes de biochimie et de physiologie comparée; elle se révèle particulièrement intéressante chez les différentes variétés de Mollusques aquatiques (soit marins, soit d'eau douce). Une étude récente de Mlle Anne Rafy, à laquelle nous ferons de larges emprunts, aborde les différents problèmes posés. Nous étudierons successivement :

1° Les Mollusques aquatiques et les problèmes qui s'y rattachent;

2° Les Mollusques amphibies pouvant vivre dans l'eau et dans l'air;

3° Les Mollusques pulmonés.

1° *Mollusques aquatiques :*

Pour donner une idée de l'ordre de grandeur de la consommation en oxygène de ces Invertébrés, nous

reproduisons un tableau de Legendre qui groupe les résultats trouvés par différents auteurs chez des animaux très variés.

Animal	Poids en gr.	Température en degrés	Calories par kg./heure
Céphalopodes :			
<i>Octopus vulgaris</i> :			
Vernon	7,1	20	0,55
Montuori	35,5	24	0,48
Montuori	280	24	0,32
Jolyet et Regnard.	2.310	15,5	0,22
<i>Eledone moschata</i> :			
Montuori	6	24	0,13
Cohnheim	12	16	0,85
<i>Sepia officinalis</i> :			
Montuori	5.3	24	1,48
Gastropodes :			
<i>Tethys leporina</i> :			
Vernon	207	20	0,07
<i>Pterotrachea coronata</i> :			
Vernon	16	20	0,05
<i>Pleurobranches Meckeli</i> :			
Montuori	86	24	0,17
<i>Aplysia limacina</i> :			
Cohnheim	215-915	16	0.10-0,18
Lamellibranches :			
<i>Mytilus edulis</i> :			
Jolye et Regnard.	25	14	0,06
<i>Mytilus gallo-provincialis</i> :			
Montuori	21,6	24	0,085

Les chiffres indiqués sont très variables suivant les espèces considérées. Un certain nombre de facteurs semblent influencer directement la production calorique et expliquer les résultats divergents obtenus :

a) Influence de la taille (poids de l'animal).

D'après les chiffres donnés par Legendre, comme

le pensait déjà Montuori (1913), et comme tout récemment l'affirment encore Teroine et Delbec (1921), il semble que la loi des poids s'applique aux Mollusques comme elle s'applique aux homéothermes. Le métabolisme de ces animaux marins est proportionnel à leur poids. Ce métabolisme par contre ne semble pas être proportionnel à la surface. La loi des surfaces ne se vérifie donc pas chez les Mollusques marins. Les recherches de Raffy arrivent aux mêmes conclusions.

b) La consommation en oxygène est proportionnelle à la plus ou moins grande mobilité du Mollusque, comme il semble ressortir des chiffres suivants donnés par Raffy, pour quelques Gastéropodes marins :

		Oxygène consommé en c.c. par gr.-heure (moyenne de plusieurs déterminations)
<i>Fissurella</i> .	Espèce presque immobile	0,006
<i>Aporrhais</i> .	Espèce peu mobile	0,013
<i>Murex</i> .	Mouvements lents	0,028
<i>Nassa</i> .	Très mobiles et actifs	0,084

Les espèces les plus actives sont celles qui même au repos consomment le plus d'oxygène.

c) La consommation en oxygène dépend de la température du milieu ambiant. Bruce en 1926, étudiant les échanges gazeux de *Mytilus edulis*, constate une élévation régulière de l'activité respiratoire entre 3 et 22°. Il y a proportionnalité entre la température et la consommation d'oxygène en cc. par heure de 10 gr. de tissu frais (r). L'auteur parvient à mettre cette proportionnalité sous forme d'une droite d'équa-

tion : $t = 31 r + 2,6$. Cependant après un maximum à 22°, il y a chute jusqu'à 30°.

d) La teneur en oxygène dissous du milieu aquatique où vit le mollusque semble avoir une influence sur l'intensité de ses échanges respiratoires. Raffy étudie trois gastéropodes vivant en eau douce et mesure leurs échanges :

1° *Theodoxia fluviatilis* (Linne) appelé Nérétiline en français vit dans les eaux bien aérées des rivières, des fontaines et des sources. Elle respire par deux branchies formées de lamelles symétriques. Elle est dictocarde. Sa respiration a sensiblement la même intensité dans l'air et dans l'eau. Elle est peut-être un peu diminuée dans l'air. En effet l'oxygène mesuré en cc., par gramme et par heure, oscille entre 0,033 et 0,042 cc., pour l'animal vivant dans l'air, entre 0,040 et 0,070 cc. pour l'animal vivant dans l'eau.

2° *Vivipara fasciata* (Muller) appelée Paludine en français, peuple les eaux peu aérées des canaux, des fossés et des étangs. Elle n'a qu'une branchie comprenant trois rangs de filaments aplatis. Elle est monocarde. Elle respire beaucoup moins que la Nérétiline. Elle respire moins dans l'air que dans l'eau. En effet, sa consommation d'oxygène est de 0,010 à 0,020 cc. par gramme et par heure, dans l'air, et de 0,040 cc. environ par gramme et par heure dans l'eau.

3° *Bythinia tentaculata* (Linne), vulgairement appelée Bythine, vit dans les eaux mal aérées des ruisseaux lents et des lacs. Elle a des branchies constituées par de simples rides ou de simples plis du plafond de sa cavité paléale. Sa respiration dans l'air est très faible : 0,014 à 0,035 cc. d'oxygène par gramme et par heure. Sa respiration dans l'eau est encore plus faible : 0,005 à 0,017 cc. d'oxygène par gramme et par heure.

De ces trois exemples il ressort que la consommation d'oxygène est plus grande chez les Mollusques qui vivent dans les eaux les plus riches en oxygène.

L'auteur, dans des expériences où elle fait varier la teneur en oxygène de l'eau où vivent des Mollusques par un système de barbotage d'un courant d'oxygène pur, observe des résultats encore plus concluants. Nous reproduisons quelques chiffres expérimentaux donnés par Raffy :

Animal —	Teneurs en oxygène en cc. p. 1000	Oxigène consommé en cc.	
	—	Par heure	Par gr.-h.
<i>Murex</i> (30,5 gr.)	8	0,138	0,0045
	10,6	0,258	0,008
	11,9	0,337	0,011
	12,3	0,320	0,010

La consommation d'oxygène dissous suit régulièrement l'accroissement des proportions de ce gaz dans l'eau. D'autres expériences de cet auteur sur des Nasses sont moins concluantes. Il semble d'autre part que rapidement se fasse une accoutumance à l'aération de l'eau et que la consommation en oxygène n'augmente pas indéfiniment.

2° *Mollusques amphibies* :

Certains Gastéropodes sont capables de vivre, selon les saisons ou selon les heures de la journée, aussi bien dans l'air que dans l'eau. Raffy signale, parmi les Gastéropodes marins, *Littorina neritorides* et *rudis*, qui selon les jeux des marées, est appelé à vivre à la fois dans l'air et dans l'eau. L'animal est capable de respirer l'air en nature, mais dans l'eau sa consommation d'oxygène est de 5 à 6 fois plus forte que dans l'air, comme le montrent les mesures de Raffy. Ce phénomène semble s'expliquer par trois causes : la déshydratation qui diminue l'intensité res-

piratoire, les mouvements musculaires : l'animal est beaucoup plus actif quand il est dans l'eau ; enfin, la respiration dans l'eau est double, branchiale et cutanée : dans sa vie terrestre, *Littorina* ne pourra plus utiliser que sa respiration cutanée.

Parmi les Gastéropodes pulmonés, les Limnées et les Planorbes vivent dans l'eau douce. De temps à autre, ces animaux viennent près de la surface remplir leurs poumons d'air. Certains auteurs ont pensé qu'à côté de cette respiration pulmonaire une respiration cutanée pouvait s'exercer aux dépens de l'oxygène dissous dans l'eau. Raffy étudie la consommation en oxygène réalisée par ces deux modes de respiration. Elle conclut à une consommation moins importante de l'oxygène dissous que de l'oxygène gazeux. D'après elle, la respiration aquatique cutanée suffit au Planorbe pour assurer son existence au sein de l'eau sans contact avec l'atmosphère. La Limnée par contre ne peut s'en contenter en milieu peu oxygéné. Il est intéressant de remarquer que cette différence de comportement peut peut-être s'expliquer, comme le signale Jordan, par la différence des pigments sanguins chez ces deux sortes d'animaux. L'existence d'hémoglobine dans le sang de Planorbe semble faciliter les oxydations.

3° Pulmonés.

Leurs échanges respiratoires ont été étudiés par Bellion en 1909, par Hesse, par Schurmans. Des détails intéressants se retrouvent dans la thèse de Fischer en 1931. Cet auteur emploie la méthode de con-

finement et utilise l'appareil de Laulanié pour les analyses de gaz. Il trouve les résultats suivants, rapportés au gramme de tissu mou (il a été vérifié préalablement que la coquille ne respire pas). Pour *Helix pomatia* et *Helix aspersa*, pris dans la nature en état d'hibernation, la consommation en oxygène est de 0,012 cc. par gramme et par heure, à 15°, pour un quotient respiratoire aux environs de 1. Cette consommation est donc très faible.

L'auteur signale différents détails intéressants :

La consommation en oxygène est deux fois plus grande chez l'animal en pleine activité.

Les escargots murés, c'est-à-dire rétractés derrière un épiphragme, consomment deux fois moins d'oxygène.

Si l'on réveille, au cours de l'hibernation, un escargot, qu'on le laisse sans nourriture, on n'observe pas de modification appréciable de la consommation en oxygène.

La variation de la consommation d'oxygène au réveil ne paraît pas conditionnée par les mouvements. Elle se produit sans eux. La consommation passe par un maximum, puis redescend, même si l'Escargot continue à ramper activement.

La température a une grande influence sur les oxydations, qui varient dans le même sens. En dessous de 0°, les oxydations sont faibles mais mesurables.

Les oxydations augmentent avec la tension partielle en oxygène, jusqu'à un maximum qui se produit pour une tension partielle très supérieure à la tension partielle normale. De même, les oxydations dimi-

nuent avec la tension partielle d'oxygène jusqu'à un minimum variable avec les individus, minimum à partir duquel il n'y a plus de respiration, et qui se place au voisinage de 1 à 3 mm.

L'hydratation semble influencer les échanges. Pour une hydratation de 80 %, la respiration est moins active qu'à une hydratation de 85 %. Si elle s'abaisse en dessous de 80 %, on a une diminution de l'intensité des échanges respiratoires. Pour une hydratation dépassant 88 %, les oxydations diminuent et l'on a une chute de l'intensité respiratoire.

Si l'on fait des injections de glucose à l'Escargot, on a une augmentation importante, mais non durable des échanges respiratoires. Cependant, comme la glycolyse est accompagnée de mise en liberté d'eau, cette réhydratation est peut-être à l'origine de l'augmentation des échanges. En utilisant une solution de glucose actif de Wurmser et Geloso (glucose évolué à l'abri de l'air en présence de soude), on obtient une diminution brusque des oxydations qui sont réduites de moitié.

IX. — Le métabolisme des tissus

Il a été étudié par Chapheau. Cet auteur mesure avec l'appareil de Warburg, la respiration de différents tissus d'*Ostrea edulis*. Dans l'oxygène pur, les résultats sont les suivants : mm³ de O₂ ramenés à 0° 760, consommés par mgr de tissu et par heure :

Manteau : 0,96; branchies : 1,72; muscle : 0,25; hépatopancréas : 1,95.

L'addition de diverses substances : glucose, lévulose, lactate de soude, glycolle, n'agit pas sur la valeur de cette respiration. Il semble donc que les cellules aient à leur disposition normalement une quantité d'éléments nutritifs, susceptibles d'entretenir chez elles le maximum d'activité. Les tissus placés à 35° pendant 24 heures respirent de la même façon que ceux placés à 15°; de même, le froid ne semble pas avoir d'action nette sur les intensités respiratoires.

L'abaissement du pH semble devoir agir d'une façon importante; à pH 5,3, un abaissement de 20 % seulement a des répercussions sur la respiration tissulaire.

Au fur et à mesure de la croissance, les intensités respiratoires vont en diminuant.

Le cyanure de potassium inhibe la respiration.

En anaérobiose (atmosphère d'azote) et dans l'appareil de Warburg, il se dégage du CO₂, le milieu étant formé par l'eau de mer. Ce CO₂ provient du bicarbonate de sodium libéré par un acide fixe; la libération de cet acide est liée à la fermentation glucidique, car elle est inhibée par l'addition d'acide monoiodacétique.

Glaister, en 1936, par la méthode de Warburg, mesure la quantité d'oxygène consommée par le pied de *Mytilus edulis*. Des fragments de ce muscle sont placés dans l'eau de mer artificielle dans un flacon rempli d'oxygène. Il étudie l'influence de la tempé-

rature et du pH sur la consommation d'O². Comme valeur moyenne il trouve : Q_{O²} — 0,22 à 15°, valeur du même ordre de grandeur que celle trouvée par Meyerhoff et Lohmann pour l'intestin de grenouille, et plus basse que celle trouvée pour les muscles de Mammifères. Une augmentation de température produit une augmentation de l'utilisation d'oxygène :

Q_{O₂} = — 0,11 à 7°5 ; — 0,22 à 15° ; — 0,61 à 37°.

De l'eau de mer non tamponnée, à une température de 15°, donne : — 0,22 à pH 8,4 ; — 0,15 à pH 6,6.

CHAPITRE V

LES PIGMENTS

I. — Les pigments à fonction respiratoire

Nous avons eu l'occasion de les étudier dans le chapitre relatif à l'oxydo-réduction. Le principal d'entre eux est l'hémocyanine, pigment cuivrique, qui se retrouve dans l'hémolymphe de la plupart des Mollusques. A côté de l'hémocyanine, certains Mollusques présentent des pigments à noyaux tétrapyroliques. L'hémoglobine se retrouve ou dissoute dans le sang, comme chez *Planorbis*, ou fixée aux globules, par exemple chez *Arga tetragona* et *Solen legumen*. L'hémoglobine enfin, chez certains animaux, colore la radule ou les muscles du pharynx, par exemple chez *Chiton*, *Patella*, *Helix*, *Paludina*, *Buccinium*, *Aplysia*.

Enfin, nous avons signalé l'hélicorubine, pigment respiratoire de la cellule.

II. — Les pigments dérivés des pigments respiratoires

Dans ce groupe, on peut placer les myohématines étudiées par Mac Munn, les entéro et hépatochloro-

phylles, la rufescine étudiée par Dhéré récemment, et enfin l'aplysiopurpurine.

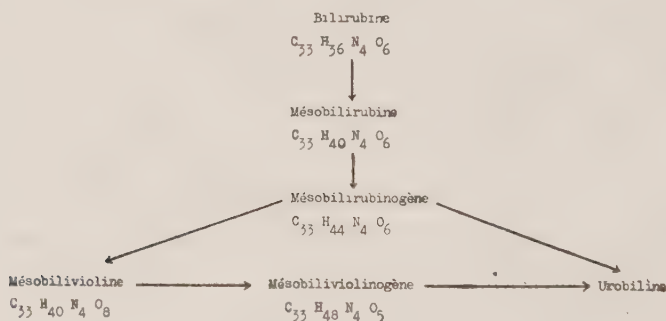
Les *myohématines* se retrouvent surtout dans le cœur, dans le pharynx et dans le muscle du pied de *Limax*, d'*Arion* et d'*Helix*. Leur étude spectroscopique, faite par Mac Munn et récemment par Vlès, indique 4 bandes d'absorption, l'une entre 613 et 593, une deuxième entre 569 et 563, une troisième entre 556 et 550, celle-ci très sombre, une quatrième entre 532 et 513.

Les *entérochlorophylles* et les *hépatochlorophylles* : Mac Munn les a décelées chez de nombreux Mollusques (*Ostrea*, *Helix*, *Limax*, *Patella*, *Aplysia*). Ces pigments ne sont pas identiques à la chlorophylle naturelle, mais semblent être un produit d'altération de cette dernière. Vegezzi leur a donné le nom de chlorophyllane. Leurs produits de dégradation sont analogues à ceux de la chlorophylle. Mac Munn, d'une part, Dastre et Floresco, d'autre part, étudiant l'origine de ces entérochlorophylles et de ces hépatochlorophylles, arrivèrent à la conclusion qu'il ne s'agit pas de pigments élaborés par l'animal lui-même, mais qu'il faut voir l'origine de ces pigments dans la chlorophylle végétale. Celle-ci est absorbée par les cellules intestinales et fixée par le foie où elle peut être conservée très longtemps.

La *rufescine* : ce pigment a été signalé la première fois par Krukenberg en 1883, qui l'isole de la coquille de *Haliotis rufescens* et décrit ses propriétés. Il a ensuite été étudié par Schulz et récemment par Dhéré et Baumeler.

Sa préparation se fait par broyage de la couche externe de la coquille. Cette couche externe est colorée en rouge intense ; on obtient ainsi une poudre que les auteurs mettent en solution aqueuse pour l'étude de ses différentes réactions chimiques, en solution alcoolique pour l'étude spectrographique. Par l'action des acides, on obtient d'abord un dérivé rouge, l'haliotirubine, puis un pigment vert, l'haliotiverdine, déjà signalée par Krukenberg. Ces mêmes dérivés sont obtenus par l'action des oxydants. Enfin, à partir de l'haliotiverdine, par action d'ammoniaque, puis d'acide chlorhydrique, les auteurs préparent l'halioticyanine, colorée en bleu indigo. Ces pigments, au point de vue chimique, doivent être rattachés au groupe des pigments biliaires. Ils diffèrent de ces pigments par leur spectre d'absorption à deux bandes. Par contre, ils leur ressemblent singulièrement par leur terme d'oxydation. L'haliotiverdine et l'halioticyanine sont comparables à la biliverdine et à la bilicyanine. Le dernier terme d'oxydation de la rufescine ressemble tout à fait à la cholétiline, dont il présente non seulement le spectre d'absorption, mais la fluorescence verte « urobilino-zincique ». Les auteurs pensent qu'il est donc permis de placer, au point de vue chimique, ces pigments à côté des pigments véritables des vertébrés. Dhéré fait remarquer que, d'après nos connaissances actuelles, il n'y a pas impossibilité à ce qu'un pigment semblable aux pigments biliaires des vertébrés puisse se former chez un animal dont le sang est dépourvu d'hémoglobine (le sang d'Haliotis, en effet, renferme de l'hémocyanine).

L'aplysiopurpurine : Les Aplysies, gastéropodes marins, émettent un liquide coloré pourpre. Ce produit est sécrété par des glandes du bord du manteau et les glandes de Bohat. La coloration rouge pourpre est due à un pigment, l'aplysiopurpurine. Certaines espèces de Doris émettent, d'après Moseley, des substances très semblables. Ce pigment a été étudié par Négri, Mazzarelli, Mac Munn. Une étude récente en a été faite par Fontaine et Raffy. D'après l'étude des spectres de fluorescence et des spectres dans l'ultra-violet, ces auteurs concluent que ce pigment doit être considéré comme très voisin de la mésobilivoline. L'on sait que l'on peut considérer la filiation des différents dérivés de la bilirubine de la façon suivante, comme le schématise le tableau ci-dessous de Dhéré et Roche.



Au point de vue chimique, Fulton lui assigne une constitution telle qu'il pense que ce pigment pourrait dériver de la chlorophylle. Fontaine et Raffy arrivent à une conclusion semblable. D'après eux, il se pourrait que l'aplysiopurpurine soit non seulement un produit de dégradation de la chlorophylle, mais aussi des phytyochromoprotéides absorbés par les aplysies.

III. — Autres pigments décrits chez les Mollusques

Parmi ceux-ci, nous passerons rapidement en revue les mélanines, la pourpre, les pigments puriques.

Les *mélanines* : ce pigment très répandu dans le règne animal a été signalé dans l'encre des Céphalopodes où il a été analysé par Paladino, qui lui donne la composition élémentaire suivante : C = 52,4 % ; H = 4,02 % ; N = 5,6 % ; l'oxygène représente le reste du pourcentage ; le pigment contient des traces de fer.

La mélanine se retrouve dans les téguments des Céphalopodes où elle a été peu étudiée.

La *pourpre* : elle a été signalée chez certains Gastéropodes, par exemple chez *Murex* ; chez les Céphalopodes, Krukenberg déjà la signale et l'extrait de la rétine, par action de l'ammoniaque. Il obtient une solution brun-rouge ou brun-violet, stable à la lumière ; il appelle ce pigment pourpre rétinien. Ce pigment a été étudié tout récemment chez *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, par Escher-Desrivières, Lederer et Verrier. Ces auteurs extraient ce pigment par une solution légèrement alcaline d'ammoniaque, bicarbonate de sodium et de soude ; ils le purifient par dissolution dans le phénol liquide et le précipitent par l'éther. Ils arrivent aux conclusions suivantes : la localisation du pigment dans les franges de l'épithélium pimentaire, ses possibilités migratrices

le long de ces franges le rapprochent des mélanines rétiniennes des vertébrés. Par sa solubilité dans la digitonine et les sels biliaires et par ses propriétés spectrophotométriques, après hydrolyse, il s'apparente au pourpre rétinien classique. Cependant, sa stabilité à la lumière et l'absence de vitamine A l'éloignent de ces pourpres rétiniens.

Les pigments puriques : ils se retrouvent dans les téguments et le tissu conjonctif des certains Céphalopodes ; ils se rencontrent dans des cellules spéciales, les iridocytes, et jouent un rôle important dans la coloration des tissus.

CHAPITRE VI

LES IONS

Nous étudierons dans ce chapitre les anions, puis les cathions, et enfin, dans un paragraphe spécial, les problèmes liés à la calcification.

I. — Les Anions

Nous avons trouvé très peu de données sur la présence et le dosage des anions chez les Mollusques. Pora, dans son étude sur la composition du sang des Céphalopodes, signale que le sang contient une quantité de chlore qui est sensiblement la même que celle de l'eau de mer. Lustig détermine dans le sang de l'Escargot 198,8 milligr. % de chlorures en été et 279,7 milligr. % en hiver. Enfin, dans l'hémolymph de *Pinna nobilis*, Bialaszewicz dose 225,9 milligr. de chlore pour 100 cc., chiffre sensiblement le même que celui de la teneur en chlore de l'eau de mer (222,7 milligr. %). Nous n'avons retrouvé aucune donnée relative à l'iode, l'arsenic et les sulfates.

Le phosphore, dont on connaît les rapports étroits avec les phénomènes de calcification, sera étudié à propos de ce phénomène.

II. — Les Cathions

Le sodium : Cet élément a été dosé dans le sang de l'Escargot par Mlle Bernard dans le Laboratoire de Leulier par la méthode de Blanchetier. Elle trouve 107 mgr. %. Lustig trouve un chiffre légèrement plus élevé : 137 mgr. % en été et 158 mgr. % en hiver.

Les dosages effectués par la même méthode chez les Mollusques marins donnent à Mlle Bernard les résultats suivants : dans le milieu intérieur de *Pinna nobilis*, 1.255 mgr. % en moyenne ; chez *Sepia officinalis*, 1.150 mgr. % en moyenne, et respectivement 1.136 et 1.196 mgr. % chez deux échantillons d'*Octopus vulgaris*.

Dans le muscle, Bialaszewicz et Kupfer trouvent pour le muscle du manteau de *Loligo vulgaris* 154,9 mgr. % de muscle frais et dans le muscle de *Sepia officinalis*, 180,5 mgr. p. 100 gr. de muscle frais.

Le potassium : Mlle Bernard, par la méthode de Leulier, Velluz et Griffon, dose cet élément dans le milieu intérieur de Mollusques terrestres et de Mollusques marins : dans le sang de l'Escargot, cet auteur décèle une moyenne de 17,2 mgr. % de potassium. Les chiffres donnés par Lustig pour le sang de l'Escargot sont ici aussi plus élevés : cet auteur trouve 18,4 mgr. % de potassium chez l'Escargot en été et 18,2 mgr. % en hiver. Dans le milieu intérieur des Mollusques marins, Mlle Bernard dose 49 mgr. % de potassium chez *Pinna nobilis* ; des chiffres allant de 69,2 à 93,5 mgr. % chez

Sepia officinalis, et des chiffres allant de 78,2 à 86,8 mgr. % chez *Octopus vulgaris*.

Dans les muscles des Mollusques, Bialaszewicz et Kupfer dosent 741,7 mgr. % de potassium dans le muscle frais du manteau de *Loligo vulgaris*, et 773,3 mgr. % dans le même muscle chez *Sepia officinalis*. Mlle Bernard, par la méthode de Leulier, Velluz et Griffon, trouve les résultats suivants (chiffres moyens de potassium en mgr. % de tissu frais) :

Espèce animale	Muscle	Résultats
<i>Octopus vulgaris</i>	Bras.	456
	Manteau.	484
<i>Sepia officinalis</i>	Bras préhensible.	370
	Bras ordinaire.	486
	Manteau.	623
<i>Helix pomatia</i>	Muscle du pied.	305
	Muscle columellaire.	350

Le magnésium : Dans le milieu intérieur des Mollusques terrestres, Charnod décèle chez *Helix pomatia* 33 mgr. % de magnésium en hiver et 23,9 mgr. % pendant la période de vie active. Lustig, chez ce même animal, trouve 4,9 mgr. % en hiver, 1,9 mgr. % en été. Il y a donc une augmentation considérable de magnésium pendant l'hibernation. Chez les Mollusques marins, Bialaszewicz dose 14,4 mgr. dans 100 cc. d'hémolymphe de *Pinna nobilis* ; Mlle Bernard, par la méthode de Velluz, de précipitation du magnésium à l'ortho-oxyquinone, trouve une moyenne de 145 mgr. % chez *Pinna nobilis* ; 135 mgr. % en moyenne chez *Sepia officinalis*, et des chiffres variant entre 133 et 148 mgr. % chez *Octopus vulgaris*.

Dans le muscle des Mollusques marins, Bialaszewicz dose 48,2 mgr. % de magnésium chez *Loligo vulgaris* et 56,8 mgr. % dans le muscle du manteau de *Sepia officinalis*.

Le cuivre, le zinc, le manganèse, le nickel, le cobalt, le fer ont été dosés par de nombreux auteurs chez les Mollusques les plus variés : Nous indiquerons pour chacun de ces métaux les chiffres trouvés par les auteurs plus anciens et nous donnerons pour terminer quelques tableaux groupant les résultats des dosages récents publiés dans les thèses de Wang-tai-si et de Paulais.

Le cuivre : De nombreux auteurs ont remarqué la teneur élevée en cuivre chez les Escargots, les Moules, les Huîtres. Bizio, en 1833, montre que ce métal est surtout localisé dans les organes respiratoires. Le cuivre chez l'Huître suscite de nombreuses recherches. Cuzen, en 1863, dose 21,6 mgr. % de cuivre chez les Huîtres de Falmouth. Lehmann trouve 6 mgr. % chez l'Huître ; dans un autre échantillon, par contre, il ne trouve que 1,6 mgr. %. Dubois en 1895, dans une étude complète sur la teneur en cuivre des animaux inférieurs, trouve une grande quantité de ce métal dans les Huîtres : 9,65 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche d'*Ostrea edulis* et 13,79 mgr. dans l'Huître de Marennes. Willard en 1908, en analysant 34 espèces d'Huîtres recueillies sur différents points de la côte des Etats-Unis, constate une teneur en cuivre qui varie de 2 à 53,9 mgr. % de matière fraîche égoutée. Rose et Bodanski, étudiant la répartition du cuivre dans les

différents organes de l'Huitre, trouvent 3,57 % dans le manteau et 3,74 % dans la glande digestive. White, en 1921, trouve 43,8 mgr. de cuivre dans les tissus et 96,4 mgr. dans la coquille. Sévery, en 1933, signale une teneur en cuivre très inférieure chez les Huitres de Californie par rapport aux Huitres de la Côte Est (0,4 à 1,2 mgr. % contre 3,0 à 4,4 mgr.). Prythcherch, en 1931, étudie l'influence de diverses conditions (pH, salinité, oxygène dissous) sur la fixation des larves d'Huitre. Cet auteur observa que ces larves nageant ne peuvent se fixer sur les rochers et y sécréter leur coquille que dans les endroits où l'eau de mer renferme un taux de cuivre supérieur à la teneur normale. Ceci expliquerait leur fixation plus facile dans les parages des embouchures de grands fleuves, l'eau douce apportant un supplément de cuivre. Voici quelques chiffres donnés par les auteurs plus anciens :

Chez les Gastéropodes :	% de matière sèche	
<i>Helix pomatia</i>	6,11	Dubois.
— —	2,10	Lehmann.
<i>Helix nemoralis</i>	0,40	»
<i>Haliotis striata</i>	4,00	Dubois.
<i>Haliotis crackerodia</i>	0,08	Savery.
<i>Cryptochiton stelleri</i>	0,24	»
<i>Sycotypus canaliculatus</i>	1,23	Bradley.
<i>Fascicularia gigantea</i> (foie)	217,00	Phillips.
— — (foie)	372 00	»
<i>Fulgur perverdus</i>	3,50	»
<i>Aplysie</i> (individu entier)	1,50	»
— (foie)	11,08	»
Chez quelques Lamellibranches :		
<i>Mytilus edulis</i>	3,24	Dubois.
<i>Mytilus californica</i>	0,17	Savery.
<i>Encis americanus</i>	00	»
<i>Venus kennicottii</i>	00	»

Le manganèse : Le manganèse est signalé par Döring en 1872 dans la coquille de quelques Mollusques. Schlossberg, Krukenberg le signalent en assez grande quantité dans les concrétions du corps de *Bojanus* de *Pinna nobilis*. Le manganèse est signalé par Pichard (1898) chez l'Escargot et dans la coquille de la Moule. Bradley étudie quelques centaines d'*Unios* et d'*Anodonta* par la méthode volumétrique. Il dose le manganèse dans l'animal total et dans les différents organes. Il trouve des chiffres variant entre 0,45 mgr. % à 0,95 mgr. %, suivant les exemplaires examinés. Le manganèse se trouve abondamment dans les divers tissus du corps et Bradley pense pouvoir lui attribuer un rôle important dans le métabolisme en général et peut-être même dans la fonction respiratoire. Butschli (1908) dose 2 mgr. 47 de manganèse dans le manteau d'*Anodonta cygnea*. Bertrand et Medigreaceanu trouvent des proportions notables de ce métal chez les Mollusques. Phillips (1917), chez les Mollusques marins (*Fasciolaria*, *Aplysie*, *Fulgur*), trouve 1 mgr. de manganèse pour 100 gr. de matière sèche. Boycott trouve une teneur variable en manganèse allant de 0,05 à 27 % de tissu sec chez la Limace. La plus grande partie de ce métal s'est trouvée localisée dans le foie et dans la peau. Heuverswyn étudie le manganèse dans les différents tissus d'*Anodonta cygnea*. Dans l'ensemble du corps, la quantité de ce métal varie entre 10 à 25 mgr. % de tissu frais. La coquille en contient 14 à 28 mgr. pour 100 gr. L'auteur constate une fluctuation des teneurs avec l'âge et le sexe. Si l'on classe les tissus par teneurs décroissantes, on obtient la série suivante :

branchie interne (jusqu'à 405 mgr. %) ; branchies externes, bord du pied, palpes labiaux, reins (3,80 mgr. %) ; sang (0,25 mgr. %). Les résultats de Wang-tai-si et de Paulais seront groupés en fin de chapitre.

Le zinc : Bradley, le premier, en 1903, signale le zinc chez les Mollusques. Chez les Gastéropodes carnivores marins, *Sycotycus canaliculatus* et chez *Fulgur carica*, il trouve 11 à 12 % de ZnO dans l'hépatopancréas. Il ne trouve pas de zinc chez *Ostrea virginaria*. Le zinc n'est pas retrouvé dans d'autres espèces de Mollusques, en particulier les Moules et les Huîtres, par Mendel et Bradley. Sale, en 1915, cependant, signale la présence de zinc dans les Huîtres de Chesapeake Bay. Philipps, étudiant différents Gastéropodes marins, conclut à la présence normale de zinc chez ces animaux, à condition qu'ils proviennent de régions non contaminées par des apports industriels. Hiltner et Wichmann, en 1919, signalent la présence de zinc dans toutes les Huîtres de la Côte Est de l'Amérique. La teneur varie entre 113,7 et 229,8 mgr. % de matière fraîche. Ces auteurs ne constatent aucun rapport entre le taux du zinc dans l'eau de mer et le taux de ce métal chez les animaux examinés. Delezenne, en France, constate la présence de zinc dans les différents organes des Mollusques et trouve des chiffres généralement beaucoup plus élevés pour les différents tissus de Mollusques que dans les tissus des Vertébrés. Bodanski étudie les Mollusques marins et donne la répartition suivante de ce métal dans les différents organes : glande digestive,

27,75 % ; manteau, 26,70 % ; muscle, 16 %. Sévery confirme ces résultats. Il trouve jusqu'à 99 mgr. de zinc pour 100 gr. de matière fraîche dans les Huitres de Californie. Bertrand et Vladesco dosent le zinc dans 12 espèces de Mollusques. Parmi les animaux étudiés, le plus riche en zinc est l'huître portugaise, dont la teneur varie entre 35 mgr. 2 et 132,1 pour 100 gr. de matière fraîche. Donc, 2,7 gr. de zinc par kgr. de tissu sec. Les organes génitaux sont particulièrement riches en zinc. Enfin, Brandt-Beauzemont trouve des chiffres très variables dans de nombreux échantillons de gryphées. Ces auteurs, par une série de fractionnements, mettent en évidence le caractère protidique des combinaisons organo-métalliques de ce métal.

Le nickel et le cobalt : Bertrand et Machebœuf, en utilisant une technique au zincate de calcium, trouvent ces métaux chez différents Mollusques. Les chiffres les plus élevés sont donnés par les Lamellibranches, surtout par la Moule et l'Huître. Fox et Ramage décèlent avec certitude le cobalt chez les animaux marins. Ce métal, comme le nickel, est distribué très irrégulièrement dans les différents tissus. Récemment, Webb, étudiant par les procédés spectrographiques, la composition élémentaire des Invertébrés marins, signale des quantités importantes de nickel et de cobalt chez un Mollusque Tectibranche du genre Pleurobranche. Paulais fait de nombreux dosages de ces deux métaux chez différents Mollusques. Ses résultats sont groupés dans notre tableau général ci-dessous.

Le Fer : Boussingault, en 1872, étudie la teneur en

fer des Limaces. Il décèle 0,0177 gr. pour 100 gr. de matière sèche dans le sang et 0,0078 gr. pour 100 gr. de matière sèche dans les muscles. Doring, à la même époque, dose le fer dans la coquille des Mollusques sous forme de Fe_2O_3 . Il trouve (chiffres en %) chez *Helix pomatia*: 0,0396; chez *Anodonta cygnea*: 0,019; dans le foie des Céphalopodes, Henze dose des teneurs en fer variant entre 0 gr. 632 et 0 gr. 076 p. 100 gr. de matière sèche. Griffiths, pour 100 gr. de cendre de muscle, trouve 0,3 Fe_2O_3 chez *Mytilus*; 0,4 chez *Mya*; 0,3 chez *Anodonta*; 0,5 chez *Octopus vulgaris* et chez *Sepia officinalis*. Albrechts étudie une série de Mollusques de la côte du Pacifique. Voici ses résultats : Fer, calculé en Fe_2O_3 , en milligr. p. 100 gr. de tissu frais :

Animaux	Muscle	Foie
<i>Haliotis</i>	1,35	3,00
<i>Tivella stultorum</i>	1,56	0,96
<i>Cryptochiton sterelli</i>	1,21	6,76
<i>Ischnochiton conspicus</i>	1,20	4,23
<i>Patella vulgata</i>	1,72	—

L'auteur relève la teneur relativement pauvre en fer du muscle. Enfin, Henriquès et Mme Roche trouvent 3 mgr. 66 de fer non pigmentaire pour 100 gr. de muscle sec chez les Moules.

Des dosages récents de Wang-tai-si et de Paulais seront groupés dans les tableaux ci-dessous.

*Teneur en Cu, Zn, Mn, Ni, Co et Fe des Mollusques
d'après les dosages récents de Wang-tai-si et Paulais :*

Le premier de ces auteurs dose le fer par la méthode colorimétrique à l'état de bleu de Prusse, le

manganèse par la méthode colorimétrique sous forme de permanganate, le cuivre par méthode colorimétrique à l'aide d'ammoniaque, le zinc par transformation du sulfure de zinc en sulfate anhydre qui est pesé.

Paulais emploie les méthodes de dosage suivantes : pour le nickel, utilisation de la réaction colorée intense que donnent les sels tétravalents de ce métal avec la diméthylglyoxime, évaluation de la coloration par l'électrophotomètre.

Pour le cobalt, emploi de l' α -nitroso- β -naphthol.

Pour le cuivre, l'auteur utilise ou la réaction de l'eau céleste ou la réaction du ferrocyanure de cuivre pour les teneurs de quelques centièmes de milligrammes. Dosage à l'électrophotomètre.

Pour le fer, l'auteur décrit une microméthode colorimétrique basée sur la mesure de l'intensité de la solution chloroformique du complexe fer-cupferron.

Résultats de Wang-tai-si :

Céphalopodes :	Teneur en mgr. pour 100 gr.							
	Matière sèche				Matière fraîche			
<i>Octopus vulgaris</i> :	Fe	Mn	Cu	Zn	Fe	Mn	Cu	Zn
Foie	6,84	0,22	13,68	5,32	21,39	0,71	42,78	14,43
Organes génitaux.	0,65	0,05	0,13	—	3,06	0,45	0,61	—
Reins	2,29	0,11	1,37	—	11,49	0,57	6,89	—
Branchies	1,67	0,16	0,67	—	8,17	0,91	3,67	—
Muscle	0,30	0,08	0,06	—	1,62	0,45	0,32	—
<i>Loligo vulgaris</i> :								
Individu entier..	0,44	0,05	0,29	2,83	1,85	0,24	1,23	11,72
<i>Sepia officinalis</i> :								
Foie (individu de 102 gr.).	2,89	0,11	34,68	6,96	10,63	0,41	127,65	17,53
Foie (individu de 850 gr.)	8,69	0,25	35,94	—	25,77	0,75	106,52	—

	Teneur en mgr. pour 100 gr.							
	Matière sèche				Matière fraîche			
	Fe	Mn	Cu	Zn	Fe	Mn	Cu	Zn
Organes génitaux.	1,89	0,15	0,37	—	9,45	0,74	1,89	—
Reins	1,52	0,15	0,67	—	7,84	0,78	3,92	—
Branchies	1,71	0,17	0,34	—	7,44	0,74	1,47	—
Muscle	0 33	0,02	0,04	—	1,31	0,09	0,17	—
Gastéropodes :								
<i>Aplysia punctata :</i>								
Individu entier..	5,76	0,26	0,38	—	54,15	2,52	3,61	—
Foie	7,33	0,44	0,29	—	59,95	3,59	2,39	—
Organes génitaux.	2,38	0,57	0	—	12,59	3,02	0	—
<i>Helix pomatia :</i>								
Individu entier..	3,17	1,11	2,53	1,68	12,81	4 48	10,20	6,23
Foie	5,45	4 09	2,04	—	19,95	14,96	7,48	—
Muscle	0,21	0,08	0,21	—	9,24	3,69	9,24	—
Lamellibranches :								
<i>Petunculus glyceris :</i>								
Coquille.	2,61	0,26	0,62	—	21,05	2,10	4,21	—
Foie	8,81	0,22	1,32	—	31,25	0,78	4,68	—
Organes génitaux.	3 13	0,25	1,25	—	10 14	0,81	4,05	—
Branchies	5 72	0,40	0,57	—	31,74	2,20	3,18	—
Muscle	1,58	0,06	0	—	5,91	0,23	0	—
<i>Mytilus edulis :</i>								
Individu entier..	3,00	0,18	0,90	4,13	17,13	10,28	5,15	23,22
Foie	20,83	0,59	2,08	—	140,84	3,75	14,08	—
Organes génitaux	2,00	0,16	1,20	—	9,86	0 78	5,91	—
Muscle	1,60	0	0 53	—	6,81	0	2,27	—
<i>Gryphea angulata :</i>								
Individu entier..	2,09	0,69	0,55	59,66	16,16	5,38	4,31	382,96
Foie	3,52	1,05	0,70	—	15,77	4,73	3,15	—
Organes génitaux	2,43	3,65	1,21	—	4,76	7,14	2,38	—
Muscle	0 68	0,34	0	—	3 33	1,66	0	—
<i>Ostrea edulis :</i>								
Foie	6 26	0,23	0	—	1,86	1,31	0	—
Organes génitaux.	3,91	0,19	0	—	13,54	0,67	0	—

Paulais indique les résultats suivants, trouvés chez différents Lamellibranches :

Animal ou tissu	Matière fraîche				Matière sèche			
	Cu	Ni	Co	Zn	Cu	Ni	Co	Zn
<i>Gryphea angulata</i> :								
Individu entier :								
de 1 an	4,17	0,049	0,014	35,7	28 1	0,33	0,096	240,6
de 3 ans	2,87	0,022	0,010	30,5	19,5	0,154	0,069	206,5
Branchies, palpes labiaux	3,84	0,057	0,01	43,25	30,1	0,45	0,071	339,2
Manteau	4 37	0,022	0,025	25,77	31,8	0,158	0,182	187,4
Hépatopancreas et organes génitaux .	1,475	0,008	—	27,1	9,0	0,048	—	165,6
<i>Ostrea edulis</i> :								
Age, 2 ans	2,29	0,010	0,004	23,9	15,8	0,071	0,0255	165,6
Age, 3 ans	1,32	0,010	0,008	12,3	7,0	0,058	0,045	64,9
Branchies, palpes labiaux	7,35	0,003	0 006	31,59	56,3	0,025	0,046	241,6
Manteau	5,25	0,0053	—	23,86	37 66	0,038	—	171,0
Hépatopancreas et organes génitaux .	6,11	0,0052	—	22,12	27,6	0,023	—	100,0
<i>Cardium edule</i> :								
Age, 3 ans	0,193	0,42	0,052	—	1,11	0,24	0,3	—
Branchies, manteau.	0,090	0,116	—	0,43	0 82	1,32	—	3,92
Hépatopancreas . .	0,208	0,285	0,030	0,223	1,27	1,75	0,187	13,73
Pieds, org. génitaux	0,165	0,243	0,012	2,11	1,07	1,58	0,076	13,68

Pour le nickel, le cobalt et le fer, *Paulais* donne les chiffres moyens groupés ci-dessous :

Animal	Ni	Co	Fe
<i>Pecten maximus</i>	0,035	0,013	11,5
<i>Ostrea edulis</i> verte	0,045	0,019	55 0
<i>Ostrea edulis</i> blanche	0,051	0,032	52,6
<i>Mytilus edulis</i>	0,08	0,046	59,3
<i>Mya arenaria</i>	0,09	0,017	150,5
<i>Gryphea angulata</i> verte	0,124	0,067	57 9
<i>Gryphea angulata</i> blanche	0,136	0,084	58,2
<i>Tapes decussatus</i>	0,185	0,039	92,7
<i>Scrobicularia piperata</i>	0,26	0,083	251,0
<i>Cardium edule</i>	1,47	0,095	165 0

En résumé, le cuivre : Chez les Gastéropodes, il faut signaler la teneur élevée du foie, surtout chez la Seiche (40 mgr., 86 %) ; la teneur un peu plus faible du foie de Poulpe (14 mgr. % de matière fraîche). Chez les Céphalopodes, le cuivre se montre particulièrement abondant chez *Murex*, *Arion* et *Buccin*. On dose jusqu'à 7,86 mgr. de cuivre pour 100 gr. de tissu frais de ce dernier animal. Chez les Lamellibranches enfin, les chiffres oscillent autour de 1,0 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche (1 mgr. 5 à 2 mgr. pour 1.000 gr. de matière sèche). Les Huitres et les Gryphées, par contre, sont beaucoup plus riches en cuivre.

Le manganèse : Chez les Céphalopodes, comme chez les Gastéropodes, ce métal se trouve en quantité minime. Chez la *Patelle*, par exemple, on trouve seulement 0,09 mgr. de Mn pour 100 gr. de matière fraîche. L'Escargot est un peu plus riche : 1,16 mgr. chez *Helix pomatia*, mais 0,30 mgr. pour 100 gr. de tissu frais seulement chez *Helix pisana*. Le manganèse se localise surtout dans le foie. Dans le foie frais de petit gris, on dose 5 mgr. 35 pour 100 gr. Les Lamellibranches sont plus riches en manganèse. Les chiffres oscillent entre 0,20 mgr. à 0,60 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche. *Pecten jacobaeus* en présente 2,02 mgr. % ; *Mya*, 0,08 mgr. %. Le foie est relativement peu riche en manganèse. Par contre, ce métal se retrouve surtout dans le corps de *Bojanus*.

Le zinc : Les travaux de tous les auteurs confirment la proportion assez élevée de ce métal chez les différents Mollusques. Sa teneur varie entre 0 mgr. 93 et

50 mgr. 66 pour 100 gr. de matière fraîche. Ce sont surtout les Lamellibranches qui sont riches en zinc, beaucoup plus que les Céphalopodes et les Gastéropodes. Chez l'Huitre portugaise on trouve en moyenne 59,66 mgr. et chez l'Huitre comestible 34,61 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche.

Le nickel et le cobalt : La teneur en nickel des Lamellibranches marins est de l'ordre 0,05 mgr. % de matière fraîche. Des chiffres très faibles ont été relevés chez *Pecten maximum* (0,0064 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche), chez *Cardium edule*, la teneur en nickel se montre 10 fois supérieure à celle des autres Mollusques (0,27 pour 100 gr. de matière fraîche). Le cobalt est moins abondant que le nickel : 0,0136 mgr. p. 100 gr. de matière fraîche chez la Moule, 0,0037 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche chez Gryphée. Le cobalt semble accompagner régulièrement le nickel : les animaux riches en nickel le sont également en cobalt.

Le fer : Chez les Gastéropodes, la teneur en fer varie entre 1,65 mgr. chez l'Escargot et 34,07 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche chez la Patelle. Le foie et les organes génitaux se montrent être les organes les plus riches en fer. La quantité de fer semble diminuer avec l'âge. Chez les Céphalopodes, c'est aussi le foie qui montre la plus grande teneur dans ce métal (3,55 mgr. à 13,22 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche dans le foie de Poulpe). Les reins sont assez riches en fer : 2,06 mgr. pour 100 gr. Chez les Lamellibranches, la teneur en fer varie entre 2 et 3 mgr. pour 100 gr. de matière fraîche. Le foie et les reins sont très riches en fer, tandis que le sang et les muscles sont pauvres.

Cette richesse en fer du foie a été remarquée par tous les auteurs qui se sont attachés à expliquer le rôle du fer dans le foie. Dastre et Floresco lui attribuent un rôle important dans les oxydations. Ils reconnaissent une faculté toute spéciale de fixation pour le fer au foie et parlent de la fonction martiale du foie. Les travaux récents semblent confirmer cette hypothèse. Le fer jouerait un rôle important dans les réactions mettant en jeu les oxydases et les peroxydases.

Paulais, enfin, d'après les chiffres obtenus dans ses dosages, fait remarquer qu'il existe certainement un parallélisme entre les teneurs en fer, d'une part, et en nickel ou cobalt, d'autre part. La signification biologique de ce phénomène n'est pas éclaircie.

CHAPITRE VII

L'EAU ET LA PRESSION OSMOTIQUE

L'étude de la teneur des tissus en eau et de la pression osmotique du milieu intérieur des Mollusques a été surtout poursuivie chez les Mollusques aquatiques. Le problème très général de l'adaptation des animaux au milieu environnant et des répercussions des variations du milieu extérieur sur l'organisme animal est l'un des grands problèmes de la biochimie.

Nous étudierons successivement les Mollusques aquatiques, puis les Mollusques menant une vie terrestre.

1° *Les Mollusques aquatiques :*

Beudan en 1816 se préoccupe de connaître les réactions des Mollusques d'eau douce qu'il place dans de l'eau de mer, ou inversement, ce qui arrive à des Mollusques d'eau de mer qu'il fait séjourner dans de l'eau douce. Il constate que la plupart des animaux meurent très rapidement, à moins qu'on ne leur fasse subir des variations de concentration du milieu extérieur très progressives. Paul Bert essaie de déterminer les limites de salinité assurant le maintien de la vie des Mollusques aquatiques. Frédéricq, par des analyses des variations de la composition minérale, détermine

l'influence du milieu ambiant sur le milieu intérieur. Botazzi, en 1897, utilisant la cryoscopie, étudie les relations de la pression osmotique du milieu intérieur et celle de milieux extérieurs à concentration saline variable. Il constate que chez les Mollusques marins, ces deux pressions osmotiques sont sensiblement identiques. Quinton relève l'importance du chlorure de sodium chez les Céphalopodes marins pour la régulation de leur pression osmotique ; il constate que leur milieu intérieur contient toujours la même quantité de NaCl que l'eau de mer. Frédéricq, en 1901, essayant d'expliquer le fait que chez certains Céphalopodes le sang contient moins de substances minérales que l'eau de mer, fait de nouvelles mesures cryoscopiques. Il conclut que chez les Mollusques marins, l'organisme est perméable à l'eau et au sel dissous, mais qu'en plus, il fallait tenir compte de la présence dans le milieu intérieur de certaines albumines qui modifient la pression colloïdo-osmotique totale du milieu intérieur. Des recherches plus récentes, en particulier celles de Duval, nous donnent des renseignements plus précis sur certaines caractéristiques du milieu intérieur chez les Mollusques marins et chez les Mollusques d'eau douce que nous envisagerons successivement.

A. — *Les Mollusques marins* : Déjà, Botazzi, dans son étude cryoscopique du sang, avait trouvé des points cryoscopiques de ce liquide à peu près identiques à ceux de l'eau de mer environnante. Duval donne les chiffres suivants après dosage par la méthode de Mohr, du chlorure de sodium dans l'hémolymphe et dans l'eau de mer :

Espèces	Rapport ClNa du sang			
	Sang	Eau de mer	ClNa	eau de mer
<i>Sepia officinalis</i>	32,2	35,1		0,92
	31,4	34,6		0,95
<i>Buccinum undatum</i>	31,8	33,3		0,91

La teneur du sang est donc toujours un peu inférieure à celle de l'eau de mer. Duval relève que, comme l'avait déjà signalé Frédéricq, le fait que toute la pression osmotique ne revient pas au chlorure de sodium seul, mais qu'une forte partie est due à des matières organiques à faible poids moléculaire. Ces recherches montrent donc que contrairement à l'opinion généralement admise autrefois, il faut admettre que certains Céphalopodes ne suivent pas strictement les variations de concentration de l'eau de mer, mais que leur milieu intérieur contient toujours moins de chlorure de sodium que le milieu qui les entoure.

Meyer, tout récemment, passe en revue les pressions colloïdo-osmotiques de quelques Mollusques plus ou moins évolués. La pression colloïdo-osmotique est mesurée par la méthode de Krogh-*P*. Voici les chiffres trouvés :

	Pression colloïdo-osmotique en cm. H ₂ O (moyenne)
Lamellibranches :	
<i>Pinna nobilis</i>	1.0
Gastéropodes :	
<i>Murex trunculus</i>	1.5
<i>Murex brandaris</i>	1.3
Céphalopodes :	
<i>Sepia officinalis</i>	3.3
<i>Octopus vulgaris</i>	3.4

L'auteur conclut de ces chiffres qu'on peut considérer la hauteur de la pression colloïdo-osmotique des liquides nourriciers comme une expression de l'organisation générale de l'animal : les Lamellibranches, animaux sédentaires, ou peu mobiles, à organisation relativement simple, ont une hémolymphé à pression colloïdo-osmotique presque aussi basse que celle du liquide cœlomique des Annélides. Le corps des Gastéropodes est déjà plus développé et leur pression osmotique se montre plus relevée. Les Céphalopodes, enfin, qui mènent une vie active et ont des organes de relation bien différenciés, ont une pression colloïdo-osmotique intérieure élevée.

B. — *Les Mollusques d'eau douce* : Les expériences ont surtout porté sur Anodonte. Philippson, Hannover et Theren étudient l'adaptation de ce Mollusque à la vie dans l'eau de mer. Ils mesurent la pression osmotique et la conductibilité électrique des tissus. Le point de congélation moyen des tissus est de -20° . Si l'on augmente la concentration du milieu ambiant, on ne constate pas de changement chez l'animal, du moins tant que cette concentration n'atteint pas celle des tissus de l'animal lui-même. Ce chiffre, une fois atteint, la concentration du milieu intérieur de l'animal augmente, mais toujours de façon telle que cette concentration se maintienne supérieure d'environ 0.08 au milieu ambiant. La conductibilité électrique des extraits de tissu, par contre, reste toujours inférieure à celle du milieu extérieur. Une partie de la pression osmotique des extraits seulement est formée

par les sels, le reste par des matières organiques. Calugareanu entreprend des expériences analogues. Il suit par cryoscopie la concentration du sang d'Anodonte, placé dans différentes conditions. Il trouve : $\Delta = -0^{\circ}115$. La concentration du sang d'Anodonte se maintient très rapprochée de celle du milieu extérieur dont il subit manifestement l'influence. L'auteur essaie d'expliquer la régulation de la concentration du milieu intérieur par l'accumulation dans le sang de déchets du métabolisme. Il se produirait un équilibre entre les substances pouvant diffuser dans le milieu extérieur et celles qui sont absorbées dans l'intestin ou qui proviennent des échanges nutritifs des tissus. Duval arrive à des conclusions analogues. Il détermine les chiffres suivants : Δ du sang, $-0^{\circ}10$; ClNa du sang, 1 gr. par litre. La teneur en chlorure de sodium du sang chez Anodonte est donc bien supérieure à celle trouvée dans l'eau douce environnante (0,0157 gr. par litre), donc le sang est 50 fois plus riche en ClNa, ce qui s'accorde bien avec le fait que la conductibilité électrique du sang est notablement supérieure à celle de l'eau douce. En faisant varier la salinité du milieu extérieur, Duval constate les variations parallèles suivantes dans le sang d'Anodonte :

Point de congélation du milieu extérieur	Point de congélation du sang
— $0^{\circ}02$	— $0^{\circ}10$
— $0^{\circ}08$	— $0^{\circ}13$
— $0^{\circ}24$	— $0^{\circ}25$
— $0^{\circ}40$	— $0^{\circ}40$

Donc, pour des salinités extérieures très faibles, le sang de l'Anodonte acquiert la même concentration moléculaire que celle du liquide qui baigne l'animal.

2° *Les Mollusques à vie terrestre :*

Nous étudierons successivement la teneur en eau des liquides intérieurs et des tissus, puis la concentration en sel de ces tissus.

a) *La teneur en eau :* Des mesures à ce sujet ont été faites chez l'Escargot par Mlle Bellion en 1910 et plus récemment par Fischer. Mlle Bellion dose l'eau de la façon suivante : elle détermine le poids initial de l'animal ou du tissu étudié ; elle retranche de ce poids initial le poids des organes après dessiccation par l'acide sulfurique sous la cloche à vide. Elle trouve 59 à 75 % d'eau dans le foie ; 73 à 87 % d'eau dans le pied ; 52 à 74 % dans la glande de l'albumine. Elle constate une diminution du pourcentage de l'eau dans le foie et le pied, diminution surtout marquée au début de l'hibernation. Fischer détermine la teneur en eau en employant la dessiccation par la chaleur. Il trouve les chiffres suivants (en %) :

Tissu	Décembre	Juillet	Moyenne générale
Pied	90,94	83,10	89.10
Bourrelet palléal	86.17	74,35	81.44
Foie	82.17	76.49	81.36
Glande salivaire	85,79	80,74	84.87
Jabot	—	72,85	72.85
Rein	73,97	68,76	74.36
Glande de l'albumine	75,26	69,45	74.81
Canal godronné	83.07	78,93	82.38
Suc digestif	83.26	77,83	79.52
Sang	97,04	95.62	96.60
Mucus	—	92.46	92.46

D'après ces chiffres, on constate une teneur en eau très différente suivant les divers organes. La teneur en eau du sang est très élevée. Un problème intéressant est celui des variations de l'hydratation des tissus suivant les conditions de vie de l'animal. La teneur en eau des parties molles totales est de 86 % en décembre et de 80 % en juillet. Il y a donc une baisse constante pendant ces 6 mois chez l'animal mûré ; cette baisse est encore plus nette chez *Helix aspersa* non mûré : 5 à 6 % en 3 mois. La perte d'eau à partir de janvier est très nette pour tous les tissus, comme le montre le tableau de Fischer. Enfin, Fischer fait remarquer qu'il y a une diminution très nette au cours de l'hibernation du pourcentage moyen de la quantité de sang par rapport aux parties molles. Ce pourcentage est de 5,27 % chez l'Escargot mûré en juillet.

Des résultats analogues ont été trouvés pour l'hémolymphe par Cardot et Troussier : l'hémolymphe constitue 14 à 15 % des parties molles pendant l'hibernation ; elle constitue 21 à 22 % pendant la vie active.

b) *La concentration en sel du milieu intérieur* : Cette concentration varie avec les conditions de vie de l'animal. Arvanitaki et Cardot déterminent chez différentes espèces d'*Helix* les variations de la concentration sanguine dans différentes conditions. Cette concentration est suivie en mesurant le point cryoscopique, la conductivité électrique, la densité et la viscosité. Ces auteurs constatent une influence nette de la digestion, de l'humidité extérieure et de l'hibernation sur cette concentration sanguine. Ils concluent :

1° Les substances minérales interviennent d'une façon prépondérante pour fixer la concentration moléculaire du milieu intérieur ;

2° Des variations rapides de dilution sont possibles suivant les conditions extérieures. On constate une dilution importante pendant la période digestive ; une concentration pendant les périodes d'inanition : hibernation ou estivation ;

3° La viscosité est d'autant plus faible que la concentration saline est plus forte. Les molécules organiques paraissent tenir une place d'autant moindre que le sang est plus salé.

Des constatations analogues sont faites par Meyer et Thibaudet : en suivant la densité, la viscosité, la pression colloïdo-osmotique, la teneur en protéines et la tension superficielle de l'hémolymph de l'Escargot, ces auteurs voient pendant l'hibernation ou l'estivation une augmentation nette des quatre premières caractéristiques ; la tension superficielle, par contre, diminue. Il se produit donc une concentration de l'hémolymph. Cette concentration se fait lentement lors du passage à l'état de vie ralentie par le jeûne et l'évaporation d'eau. Une dilution brusque se fait lors du passage à la vie active par un fort apport d'eau contenue dans les animaux ingérés. La concentration est donc due à une perte d'eau. Les auteurs pensent qu'il faut établir un rapport entre cette variation de la concentration et la variation du poids moléculaire de l'hémocyanine que nous avons déjà signalée en étudiant ce pigment.

CHAPITRE VIII

L'EQUILIBRE ACIDE-BASE

Nous envisagerons dans ce chapitre successivement la réserve alcaline et le pH du milieu intérieur.

I. — La réserve alcaline

Collip, en 1920, fait des déterminations de réserve alcaline chez de nombreux Mollusques. Le liquide intérieur est recueilli rapidement ; la détermination du CO_2 est faite par l'appareil de Van Slyke. Voici les chiffres obtenus :

<i>Schizothoerus nuttali</i>	8,8	(14,4)
<i>Saxidomus gigantea</i>	9,0	(14,0)
<i>Paphia staminea</i>	28,0	
<i>Mya arenaria</i>	7,5	(13,0)
<i>Macoma secta</i>	11,2	
<i>Entodesma saxicola</i>	9,1	
<i>Mytilus edulis</i>	9,0	
<i>Modiola modiolus</i>	11,0	
<i>Cardium corbis</i>	8,0	(15,0)
<i>Polynices lewisii</i>	17,5	

Les chiffres entre parenthèses sont obtenus par équilibration avec de l'air alvéolaire.

Ces chiffres montrent un CO_2 bas par rapport à ceux trouvés chez les Mammifères. La teneur en CO_2 reste cependant supérieure à celle de l'eau de mer ; pour certains mollusques, elle est même relativement élevée.

Collip, dans un travail ultérieur, fait remarquer que la tension du gaz carbonique du liquide coelomique des Mollusques marins augmente si on garde ces animaux hors de l'eau ; en même temps que le CO_2 , le calcium augmente. Il y a donc augmentation de la réserve alcaline. Cette élévation se ferait, d'après Collip, par dissolution du carbonate de calcium. Celui-ci servirait à tamponner les acides produits dans le cas où la respiration aquatique normale est interrompue ; Dugal et Irving essaient de pénétrer le mécanisme de ce phénomène : le liquide contenu entre les deux valves fermées hermétiquement, appelé liquide de la cavité palléale, contient 5 à 8 cc. CO_2 pour 100 cc. de liquide. Cette teneur est plus élevée que celle de l'eau de mer (4,5 cc.). L'animal, placé en dehors de l'eau montre une augmentation rapide du CO_2 qui atteint 60 cc. En même temps, on constate une augmentation de la teneur en calcium du liquide de la cavité palléale. Ce calcium provient de l'érosion de la partie centrale des valves. Un examen de la teneur en CO_2 du manteau montre une augmentation concomitante du CO_2 dans ce tissu, augmentation qui se localise surtout à la partie centrale du manteau qui recouvre précisément la région érodée de la coquille. Il faut donc admettre que cette région joue un rôle de dissolvant

du carbonate de calcium et que le manteau joue le rôle de transporteur vers le liquide palléal.

Mitzescu et Cosma, en utilisant l'appareil de Van Slyke, constatent des réserves alcalines de l'ordre de 40 cc. % chez l'Escargot. Ces auteurs déterminent la courbe de dissociation de CO_2 . Celle-ci montre que le système tampon du liquide circulant de l'Escargot représente un système tampon faible. La réserve alcaline augmente considérablement chez des animaux ayant séjourné pendant quelques jours dans un endroit sec.

Les variations de la teneur en CO_2 ont été étudiées à propos de la fonction respiratoire du milieu intérieur des Mollusques, par différents auteurs : Redfield, Coolidge et Hurt (cités d'après Florkin) observent que chez *Busycon canaliculatum*, le CO_2 du sang artériel est en équilibre presque complet avec l'eau de mer ; la teneur en CO_2 du sang artériel est donc basse. La teneur en CO_2 combiné est de 12,5 vol. %. Comme on peut admettre que ce CO_2 combiné l'est entièrement sous forme de bicarbonate, le pH du sang artériel est donc de 7,96. Il est beaucoup plus alcalin que le sang des Mammifères. Le sang veineux qui aura absorbé 1,5 vol. % de CO_2 verra son pH passer à 7,79. Une étude semblable a été faite par Redfield et Goodkind chez *Loligo pealei* ; la pression partielle du CO_2 dans le sang artériel n'est guère que de 2 millim. plus élevée que celle de l'eau de mer. La teneur en CO_2 combiné étant de 3,63 vol. %, le pH du sang artériel sera 7,25.

II. — Le pH

Le pH du milieu intérieur des Mollusques a souvent été étudié ; un certain nombre de ces animaux vivant dans l'eau de mer ou dans l'eau douce, de nombreux auteurs se sont demandés quelles pouvaient être les répercussions des variations du milieu extérieur sur la vie de l'animal. Voici quelques mensurations faites chez des Mollusques à modes de vie différents, par Duval :

	pH du milieu intérieur
Mollusques marins :	
<i>Sepia officinalis</i>	7,8
<i>Octopus vulgaris</i>	7,8
Mollusques d'eau douce :	
<i>Anodonta cygnea</i>	7,8
Mollusques à vie terrestre :	
<i>Helix pomatia</i>	7,8

On constate donc une même réaction, quel que soit l'habitat ; le pH du milieu intérieur des Mollusques est nettement plus alcalin que celui des Mammifères.

Les mesures du pH des tissus ont été faites par Quagliariello et Botazzi, par Vlès, par Duval. Voici quelques chiffres donnés par cet auteur :

	pH du tissu
<i>Sepia officinalis</i> :	
Foie	6,0
<i>Octopus vulgaris</i> :	
Foie	7,0
Muscle	6,0
<i>Anodonta cygnea</i> :	
Foie	6,8
Muscle	6,7

Les tissus sont donc beaucoup plus acides que les liquides coelomiques.

Julien et Richard étudient les réactions du milieu intérieur de *Gryphea ambulata* aux variations du pH de l'eau de mer. Ils placent ces Mollusques dans un milieu artificiel ayant même concentration que l'eau de mer et contenant en proportion définie les cations Na, K, Mg, Ca. Le pH optimum de survie de l'Huitre verte est de 7,5, mais l'animal supporte assez longtemps des milieux très alcalins (pH 9,2), ou fortement acides (pH 4,5). Le pH du milieu intérieur se montre labile ; il varie entre $\text{pH} = 6,1$ et $\text{pH} = 8,3$ pour une échelle de pH extérieurs comprise entre 3,4 et 9,2. Ce pH reste toujours inférieur de 0,3 à 0,4 unités au pH extérieur. On constate cependant une tendance de l'animal à ramener le pH de son milieu intérieur à la valeur de 7,4 à 7,5. Les mécanismes mis en œuvre sont mal connus. La remontée du pH en milieu acide se fait vraisemblablement par l'action conjuguée de la microflore et de la microfaune fixées sur la coquille, mais surtout de la coquille elle-même, dont l'action est prédominante. L'abaissement du pH en solution alcaline relève presque uniquement des possibilités régulatrices de l'animal seul.

CHAPITRE IX

CALCIFICATION

Les Mollusques, comme l'indique leur nom, ne présentent pas d'appareil de soutien, qui serait l'homologue du système osseux des Vertébrés. Ils sont par contre très souvent protégés par une coquille, tel l'Escargot, ou par des valves, telle l'Huître. Cette coquille constituée le plus souvent par le sel de calcium, dans quelques rares cas par des sels de silice, pose les mêmes problèmes de formation et de régénération que le tissu osseux. Nous étudierons successivement, après quelques brèves indications sur les Oncidiadés, Mollusques à silice, les problèmes histochimiques de la calcification, les phosphatases, puis les formes chimiques du calcium de la coquille.

I. — Les Mollusques à silice

Ils ont été étudiés par Labbé qui les a appelés les Oncidiadés. Ces animaux ont une coquille calcaire quand ils sont encore à l'état larvaire. Cette coquille est remplacée par un revêtement siliceux quand ils passent à l'état adulte. La silice des téguments se pré-

sente sous forme de spicules qui se forment dans les glandes cutanées. Labbé a retrouvé la silice dans le penis et dans les cellules cristalliniennes des yeux dorsaux de certains Oncidiadés. La silice de la coquille est formée de granules sphériques ou anguleux ayant $1\ \mu$ de diamètre. Ces granules peuvent s'agglomérer en masses homogènes. Le dosage chez une *Oncidiella celtica* de 0,37 gr. a donné sensiblement 0,04 gr. de silice, donc 1/10 du poids de l'animal.

II. — Histochimie de la calcification

Ce problème a été abordé d'une façon très complète par Marcel Prenant, qui l'a étudié du point de vue histologique, physicochimique et biochimique. Il a essayé de dégager les lois du déterminisme de la forme minéralogique du calcaire. Une étude semblable et très détaillée a été publiée récemment par Manigault qui s'est intéressé uniquement aux Mollusques. Nous aurons l'occasion de faire de larges emprunts à ce travail très fouillé et techniquement irréprochable.

Le rôle primordial dans la formation de la coquille est joué par un organe histologiquement complexe : *le manteau*. Cet organe est constitué par une lame de tissu épithélial située en regard de la coquille, cette lame est doublée par du tissu conjonctif contenant des lacunes sanguines jouant le rôle de capillaires; enfin, elle présente une zone de tissu de réserve qui forment les glandes à calcaire du manteau. Si le rôle joué par le manteau dans la fabrication de la substan-

ce coquillère peut être facilement établi, le mécanisme par contre de cette sécrétion est complexe. Elle semble se faire en différentes étapes : apparition d'un périostracum, sécrétion du liquide extrapalléal qui ultérieurement se décomposerait en ses deux constituants principaux, la conchyoline et les carbonates :

1° *Apparition du périostracum et du liquide extrapalléal* : Ce tissu joue un rôle semblable à celui joué par la matière pré-osseuse. Managault le qualifie de « matrice protéique calcaire ». Ce périostracum qui prend naissance dans le sillon le plus externe du bord du manteau, se compose de deux lames d'origine différente : une couche externe, mince, sécrétée par l'épithélium du fond du sillon, une lame interne, qui est un épaississement saisonnier dû à la décomposition du liquide extrapalléal. Elle est formée par un dépôt de conchyoline. Ce sera cette lame interne surtout qui jouera le rôle de substance pré-osseuse. Le liquide extrapalléal sera logé dans une cavité située entre le périostracum et la paroi coquillère. Il jouera un rôle extrêmement important dans l'apport des matériaux nécessaires à l'édification de la coquille, dans la décomposition et la déposition de ces matériaux.

2° *Apport des matériaux calcaires* : Ces matériaux, quelle que soit leur origine, apparaissent d'abord dans le sang. De là ils passeront dans le liquide extrapalléal dont la composition est semblable à celle du sang.

Ce passage à travers le manteau semble se faire par simple exsudation. On ne constate pas de cellules sé-

crétrices dans l'épithélium du manteau. La perméabilité, cependant n'est pas la même dans tous les territoires. Certains semblent particulièrement favorables au passage du calcium. Manigault a ainsi déterminé que ce passage se fait surtout à travers la paroi du sillon du periostracum situé dans la coquille.

Un rôle accessoire est joué par les lacunes sanguines du tissu conjonctif palléal. Ces lacunes sont congestionnées, la circulation s'y ralentit; elles jouent ainsi un rôle semblable à celui des capillaires sanguins au niveau de la ligne d'ossification des os longs, par exemple.

L'origine du matériel calcaire peut se faire ou par des mutations calciques locales : transport du calcium d'un point de la coquille à un autre, ou par un apport des matériaux calcaires à partir des réserves locales. L'on sait que le tissu conjonctif des Mollusques, par exemple le tissu conjonctif du manteau, contient comme l'a déjà montré Barfurth, des sels calcaires immobilisés sous une forme figurée. Ces formations cependant, d'après la plupart des auteurs, seraient plutôt des déchets inutilisables et non des organes de réserve.

Les réserves en calcium de l'animal semblent surtout se localiser dans les glandes digestives. C'est à ce calcium que l'animal fait appel au moment de la formation de sa coquille dans les cas de régénération après destruction partielle. Manigault décèle dans le foie deux formes distinctes de calcium : une forme de réserve, qui se montre associée, d'une part, à une substance du groupe des mucoprotides, et d'autre

part, à du phosphore; une forme dissoute ou minérale, qui dans certains cas peut se présenter sous forme d'éléments figurés (par exemple dans l'hépatopancréas d'*Helix*).

III. — Phosphatases

On sait que ces ferments jouent un rôle important dans la calcification; d'après les travaux de Robinson et Fell et de Robinson et Rosenheim, elles interviennent surtout pour enrichir les humeurs en ions Po_4 . La matrice protéique fixera ensuite les sels sur l'os en formation. Un phénomène tout à fait analogue s'observe dans la formation de la coquille des Mollusques. Nous n'avons pu trouver que quatre travaux étudiant ces phosphatases : Karrer et Freuler en 1926 extraient ce ferment de l'hépatopancréas d'*Helix pomatia*, et étudient son action sur les glycérophosphates isomères. Roche et Latreille en 1934 obtiennent la phosphatase à partir de l'hémolymphe d'*Helix pomatia* et étudient ses propriétés. Norris et Rama Rao en 1935 isolent les phosphatases à partir des Mollusques suivants : *Argobuccinum oregonensis*, *Pholadidea penita*, *Paphia staminea*, *Katharina tunicata*, *Pecten hericius*, *Modiolus modiolus*, *Pleurophyllidia californica*, *Doripis fulva*, *Thais lamellosa* et *Polinicea lewisii*. Manigault enfin, dans le travail déjà signalé, fait une étude complète du mode d'action de phosphatase préparée à partir de différents organes de *Loligo vulgaris*, *Anomia ephippium*, *Mytilus edulis*, *Haliotis tuber-*

culata et *Helix pomatia*. Nous étudierons la préparation, les propriétés et le rôle joué par cette phosphatase dans la calcification de la coquille des Mollusques.

Préparation. — Manigault opère de la façon suivante : les tissus prélevés et pesés rapidement sont découpés en petits morceaux, broyés et mis en suspension dans l'eau. On laisse macérer pendant 24 heures à une température de 18°; après agitation pendant 1 heure, on filtre; le filtrat obtenu est utilisé sans purification.

Propriétés. — La phosphatase a été retrouvée dans l'hépatopancréas d'*Helix pomatia* par Karrer et Freuler, dans l'hémolymphe de ce même animal par Roche et La'reille; Manigault constate son existence dans le foie, dans le manteau et dans le sang des différents Mollusques étudiés par lui et qui ont été énumérés ci-dessus.

L'étude de l'activité en fonction du pH montre, d'après Roche, un pH optimum d'action de l'hémolymphe d'Escargot situé aux environs de 7,0. Norris et Rama Rao, pour les phosphatases étudiées par eux, signalent un double pH optimum de l'action de cette diastase, fait confirmé par Manigault. Les nombreuses mesures faites par cet auteur à l'aide du micro-comparateur de Hellige montrent dans tous les cas, sauf pour la phosphatase du manteau d'*Helix*, un double optimum, l'un vers pH 8,2 à 9, et l'autre vers pH 5 à 6,5. Il existe donc deux phosphatases, l'une à optimum acide, l'autre à optimum basique. L'importance relative de chacun de ces optimum varie suivant les cas.

L'étude de l'activité en fonction de la température : la température optima d'activité des phosphatases étudiés par Norris et Rama Rao, se placerait aux environs de 25°. Déjà une température de 30° détruirait ces diastases. Manigault trouve des résultats différents. Les phosphatases étudiées par lui se montrent encore très actives à 37°.

Enfin, le rôle activateur des sels de magnésium, le rôle inhibiteur des fluorures, a été examiné par Manigault. Les phosphatases des Mollusques ont un comportement semblable en présence de ces substances à celui des phosphatases des Vertébrés. De même, des expériences sur la réversibilité de l'action des phosphatases ont montré que dans les expériences de longue durée, il y a renversement de la réaction lorsque l'hydrolyse a libéré une quantité importante de produit. Il se fait une resynthèse du substrat qui se traduit par la diminution de la concentration des phosphates en présence.

Toutes ces propriétés permettent la conclusion qu'il s'agit, dans le cas de la phosphatase des Mollusques, d'une diastase se plaçant à côté de la phosphatase des os dans la classe des monophosphoestérases A 1 de Jenner et Kay.

IV. — Le calcium de la coquille, son dosage et sa forme minéralogique

La forme stable du calcium dans les conditions de température et de pression où vivent les Mollusques est la calcite. Les autres formes minéralogiques, ara-

gonite, vâtérîte, calcaire amorphe, se transforment toutes en calcite. Cette transformation est irréversible; elle se fait rapidement pour le calcaire amorphe et la vâtérîte, elle se fait lentement (fossilisation) pour l'aragonite. Tous ces phénomènes sont classiques depuis les travaux de Schmidt en 1922 et de Prenant (1924-1930). Fait curieux, on trouve chez certains Mollusques des formes minéralogiques autres que la forme stable. Voici quelques résultats donnés par Manigault. La détermination de la forme minéralogique est faite soit par les caractères optiques en lumière polarisée, soit par les caractères chimiques : la réaction de Meigen au nitrate de cobalt donne des colorations différentes pour la calcite et l'aragonite.

Espèce animale

<i>Sepia officinalis</i>	Aragonite
<i>Helix aspersa</i>	id.
<i>Helix pomatia</i>	id.
<i>Mytilus edulis</i>	id.
<i>Mya arenaria</i>	Calcite
<i>Cytherea chione</i>	Aragonite.
<i>Pecten maximus</i>	Calcite
<i>Ostrea edulis</i>	id.
<i>Anomia ephippium</i>	id.

Manigault s'est attaché à rechercher les facteurs qui peuvent expliquer la précipitation des calcaires sous une forme cristalline plutôt qu'une autre chez différents Mollusques. Il insiste surtout sur le rôle joué par le magnésium : l'on sait depuis Butschli (1908) que les aragonites biologiques sont le plus souvent pauvres en magnésium, les calcites par contre en sont souvent très riches. Un rôle non moins impor-

tant semble être joué par le rapport qui peut exister entre le taux de calcium, le taux de magnésium et l'acidité enzymatique dans le manteau et dans le foie des Mollusques. Le calcium a été dosé par la méthode de Guillaumin et le magnésium par la méthode de Lavollay utilisant les propriétés de l'hydroxyquino-
léine. Les résultats ont été les suivants :

	CaO %	MgO %
<i>Sepia officinalis</i>	49,25	traces
<i>Loligo vulgaris</i>	0,09	013
<i>Helix aspersa</i>	54,01	traces
<i>Helix pomatia</i>	54,05	traces
<i>Haliotis tuberculata</i>	52,45	traces
<i>Mytilus edulis</i>	53,90	traces
<i>Mya arenaria</i>	54,00	traces
<i>Cytherea chione</i>	53,75	traces
<i>Pecten maximus</i>	54,65	traces
<i>Ostrea edulis</i>	53,90	traces
<i>Anomia ephippium</i>	54,15	traces

De ces différents dosages Manigault conclut que :

a) Dans l'ensemble, le manteau des animaux jeunes est plus riche en ions calcium et en ions magnésium que celui des animaux plus âgés : des analyses faites sur trois lots de *Cytherea chione* d'âges différents montrent que cette variation de la teneur en calcium et en magnésium va dans le même sens que celle de l'activité de la phosphatase. Cette activité, comme celle de la précipitation du calcaire, dans l'accroissement de la coquille, est importante chez les jeunes; elle diminue avec l'âge et est faible ou presque nulle chez les adultes.

b) Pour les animaux de taille comparable, il existe une variation saisonnière du taux de calcium et du

magnésium et de l'activité de la phosphatase. Chez beaucoup de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes marins, l'accroissement de la coquille est surtout actif aux époques de la ponte, donc au début du printemps et en été. C'est à cette époque que se place une activité particulièrement marquée de la phosphatase.

De tous les faits signalés il est difficile actuellement d'assigner un rôle précis et unique à la phosphatase. Manigault pense qu'il faut surtout lui assigner un rôle d'accélérateur dans la formation coquillère. Elle est un agent de transport et de mobilisation du calcaire. Elle intervient en effet dans la précipitation du calcaire en phosphate acide de calcium et en d'autres composés phosphocalciques dissous qui sont les véhicules du calcium dans l'organisme des Mollusques. Les conditions exactes et le mécanisme de la décomposition du liquide extrapalléal au contact de la coquille, les facteurs déterminant l'orientation de la forme minéralogique du calcaire, le rôle joué dans la formation de la coquille par le magnésium et par la phosphatase sont actuellement encore assez obscurs.

CHAPITRE X

LES MEDiateURS NEURO-CHIMIQUES

Les expériences de Loewi, en 1921, ouvrirent la voie à une série de recherches extrêmement fructueuses tendant à démontrer que la transmission de l'influx nerveux se fait par des intermédiaires chimiques. Ces recherches tant biologiques que chimiques mirent en évidence le rôle capital joué par l'adrénaline et par l'acétylcholine. Depuis 1935, l'étude des médiateurs neuro-chimiques, faite jusque là uniquement chez les Vertébrés, a été entreprise, du moins pour ce qui est de l'acétylcholine, chez un certain nombre d'Invertébrés. Le rôle de médiateur de l'*adrénaline* n'a, à notre connaissance, fait l'objet d'aucune recherche jusqu'à présent. Nous passerons successivement en revue : d'abord les travaux des auteurs ayant mis en évidence et dosé l'*acétylcholine* dans les tissus des Mollusques. Nous signalerons ensuite les recherches concernant la cholinestérase (ferment opérant l'hydrolyse de l'acétylcholine libérée qui autrement s'accumulerait). Pour terminer, enfin, nous montrerons que le problème de la transmission chimique des influx nerveux chez les Mollusques présente encore de nombreuses inconnues et que de

nombreuses expériences semblent actuellement du moins, donner des résultats contradictoires : ces intermédiaires, d'après les recherches les plus récentes, n'agiraient pas chez les animaux que nous étudions à travers le même mécanisme que chez les Vertébrés.

L'acétylcholine :

D'anciennes recherches de Gautrelet (1910), d'Ackermann et Kutscher (1922), signalaient l'existence de la choline chez les Mollusques. Bacq, en 1935, étudia chez de nombreux Invertébrés la médiation cholinergique, son existence et les substances responsables de cette transmission. Cet auteur, parti de l'hypothèse de Dale, qui croit que le mécanisme de la transmission cholinergique est le plus primitif; l'apparition d'une médiation adrinergique ne se ferait que plus tard dans l'évolution; il est donc intéressant de rechercher ces substances dans les différentes classes d'Invertébrés, et si possible de les doser. Bacq emploie la méthode d'extraction de Chang et Gaddum : précipitation des protéines par l'acide trichloracétique à 10 %, élimination par l'éther et concentration de l'extrait à 40° et sous le vide. Comme test biologique, l'auteur utilise le muscle rectus abdominus de Grenouille; il compare sur cette préparation les effets obtenus par son extrait aux effets obtenus par une préparation standard de chlorure d'acétylcholine. Dans le laboratoire de Gautrelet, Mlle Corteggiani a entrepris des dosages semblables. Voici, résumés en un tableau, les résultats de ces deux auteurs :

Teneur en esters de la choline du sang et des tissus de quelques Mollusques, d'après Bacq et Cortegiani : équivalent d'acétylcholine en γ par gramme de tissu frais.

Animal	Tissu	Auteur	Résultats : équivalent d'A.C. en γ par gr. de tissu frais
CÉPHALOPODES :			
<i>Octopus vulgaris</i>	Ganglions cérébroïdes.	B.	77
		C.	25 à 90
	Bras écorchés.	B.	3
	Estomac et œsophage.	B.	1,4
	Tube digestif.	C.	0 à 0,3
	Glande salivaire postér.	B.	1,3
	»	C.	0,5
	Glandes génitales mâles.	B.	0
		C.	0
	Ovaire.	B.	0,2
	Peau.	B.	0,15 à 0,2
	Rein.	B.	0,36
	Muscle du manéau.	B.	0,1 à 0,7
	Foie.	C.	0
	»	B.	moins de 0,2
	Cœurs branchiaux, ventricule médian, œcum.	B.	moins de 0,2
	Sang.	B.	0
<i>Sepia officinalis</i>	Ganglions cérébraux.	C.	10 à 80
	Tube digestif.	C.	0,5 à 0,8
GASTÉROPODES :			
<i>Aplysia depilans</i>	Ganglions périœsophagiens.	B.	2 à 3
	Pied.	B.	0,35
	Estomac et œsophage.	B.	0,6
	Foie.	B.	moins de 0,2
	Sang.	B.	moins de 0,01
<i>Helix pomatia</i>	Ganglions cérébroïdes.	C.	4 à 12
	Hépatopancréas.	C.	0
<i>Haliois tuberculata</i>	Ganglions cérébroïdes.	C.	5 à 20
	Tube digestif.	C.	4 à 7

Animal	Tissu	Auteur	Résultats: équivalent d'A.C. en γ par gr. de tissu frais
LAMELLIBRANCHES :			
<i>Pectunculus violescens</i> ..	Corps entier.	B.	0,65
	Sang.	B.	0
<i>Venus verrucosa</i> , <i>Pecten</i> <i>Jacobeus</i>	Animal entier privé de ses muscles.	C.	0

NOTA. — B. = Bacq ; C. = Corteggiani.

Il existe donc, d'après Bacq, une « substance équivalente à l'acétylcholine » dans la plupart des tissus des Mollusques. Le sang n'en contient pas. Certains tissus en contiennent des quantités notables, par exemple les cellules nerveuses d'*Octopus*, où Bacq dose jusqu'à 77 γ par gramme d'esters instables de la choline. Dans des expériences ultérieures, Bacq et Mazza arrivent à isoler chimiquement, à partir de 154,5 gr. de ganglion nerveux d'*Octopus vulgaris*. 6,38 mgr. de chloraurate d'acétylcholine. Cette substance a été identifiée comme telle par son aspect cristallin, son point de fusion à 167°, sa teneur en azote et en or.

Ces recherches sont complétées par celles de Vincent et Jullien. Ces deux auteurs ont extrait l'acétylcholine du cœur de nombreux Mollusques. Le dosage est fait soit par la méthode de Chang et Gaddum déjà signalée plus haut, soit par la méthode de dosage physiologique de Feldberg-Minz sur le muscle

dorsal antérieur de la Sangsue préalablement ésériné. Les auteurs donnent les résultats suivants :

Le cœur des Lamellibranches, des Gastéropodes et des Opisthobranches a une teneur en acétylcholine inférieure à 1 γ par gramme de tissu frais.

Le cœur des Gastéropodes pulmonés, par exemple *Limnaea* ou *Helix nemoralis*, a une teneur plus grande : 6 à 7 γ .

Le cœur des Prosobranches, par exemple *Murex brandaris* : 21 γ ; *Murex trunculus* : 23 à 35 γ .

Les investigations sur l'état de l'acétylcholine dans le cœur d'*Helix pomatia* montrèrent : que cette substance y est décelée à un taux semblable, même si l'on opère un prélèvement à très basse température; que cette substance paraît libre dans le cœur d'où elle diffuserait facilement et où elle est immédiatement dosable par simple broyage en milieu ésériné.

Jullien et Vincent, frappés par la richesse en esters choliniques de *Murex*, dosent cette substance dans les différents tissus de cet animal. Ils obtiennent les résultats suivants, en γ de chlorure d'acétylcholine par gramme :

Pied	0,24
Bulbe	1,2
Glande œsophagienne	2,4
Hépatopancréas et glande génitale	1,6
Rein	6,2
Branchies et osphradium	7,3
Glande à pourpre	130 à 200

Utilisant la teneur extrêmement élevée de la glande à pourpre, en une substance de type acétylcholine, les auteurs ont essayé l'extraction et l'identification par voie chimique : ils obtiennent assez facilement des cristaux de Florence à partir d'extraits hydrolysés de Reineckat, chloroplatinate et chloroaurate; cette dernière substance n'a pu être formellement identifiée avec le chloroaurate d'acétylcholine. Quant au rôle de ces esters de la choline dans la glande à pourpre, il paraît mystérieux. Peut-être servent-ils à élaborer des dérivés toxiques à noyau cholinique du type muscarine; peut-être, comme l'a suggéré Bacq, jouent-ils un rôle génital ou un rôle antitoxique. Le rôle de médiateur chimique de l'influx nerveux paraît assez problématique.

La cholinestérase :

Dans l'hypothèse d'une médiation neurochimique semblable à celle des Vertébrés, l'acétylcholine doit être accompagnée de la cholinestérase. Différents auteurs ont recherché ce ferment dans les tissus d'où ils avaient pu extraire de l'acétylcholine. Dès 1935, Ammon, Gautrelet et Halpern constatent la forte activité estérasique de l'hémolymph de *Helix*. Bacq retrouve ce ferment chez tous les Mollusques étudiés par lui. L'activité cholinestérasique du sang d'*Octopus vulgaris*, d'*Aplysia depilans*, de *Pectunculus violascens*, de *Murex brandaris*, est prouvée par cet auteur, qui dans tous les cas étudiés, décele un pouvoir hydrolysant appréciable.

Vincent et Jullien, dans leurs études sur le cœur de différents Mollusques, constatent que l'activité

cholinestérasique de l'hémolymphe se montre sensiblement parallèle à la teneur en acétylcholine du cœur. Ces auteurs retrouvent des résultats semblables en étudiant l'action estérasique d'extraits de cœur. Cette activité, minime dans la classe des Lamellibranches, croît lorsque l'on passe aux Céphalopodes, puis aux Gastéropodes, elle devient appréciable chez les Pulmonés et importante chez les Prosobranches. Une activité maxima est constatée chez *Murex*.

La transmission neurochimique des Mollusques est-elle identique à celle des Vertébrés ?

Nous avons vu que les deux éléments nécessaires pour une transmission neurochimique du type cholinergique se retrouvaient en quantité appréciable dans les tissus des différents Mollusques. Cependant, différents faits sont actuellement encore inexplicables. Kruta étudiant les effets de l'excitation des nerfs viscéraux chez les Céphalopodes, ne constata jamais une transmissibilité de l'effet inhibiteur à un autre cœur; il n'admet pas que les actions inhibitrices constatées s'effectuent par la libération d'un médiateur chimique. De même Bacq et Kruta signalent que l'ésérine et les autres inhibiteurs de la cholinestérase sont sans action chez les Céphalopodes. Cette constatation a été faite récemment chez d'autres Mollusques Lamellibranches (*Mya arenaria*) et Gastéropodes (*Buccinum undatum*) par Bacq. Enfin, différents auteurs ont signalé l'absence d'antagonisme entre l'acétylcholine et l'atropine : Heymanns chez *Aplysia*; Julien et Morin chez *Murex*; Bacq chez *Loligo*; Kruta chez *Sepia*. De tous ces faits, Bacq croit pouvoir con-

clure qu'il serait prématuré actuellement de superposer complètement les phénomènes de la transmission neurochimique chez les Mollusques et chez les Vertébrés, bien que l'existence d'acétylcholine et de cholinestérase soit indubitablement établie.

CONCLUSIONS

Nous avons, en les résumant, rapporté aussi consciencieusement que possible les diverses observations chimiques publiées sur les Mollusques. Les conclusions que l'on en peut tirer n'auraient toute leur ampleur que si nous pouvions comparer ces résultats avec ceux obtenus dans les autres classes d'animaux. Il existe pour les Poissons, un semblable travail fait à Lyon par Dupré. Nous ne connaissons pas de semblables monographies pour les autres classes d'animaux, monographies qui seules pourraient permettre nos comparaisons. Nous nous limiterons donc à des considérations qui ne sortiront pas du cadre imposé par le titre de notre thèse et ne concerneront que les Mollusques.

L'examen des faits rapportés nous conduit aux quelques réflexions suivantes :

1° Les grands mécanismes chimiques, tels que ceux qui fournissent à l'organisme son énergie, se retrouvent chez les Mollusques à peu près semblables à ce qu'ils sont dans toute la série. C'est ainsi que le temps anaérobie du catabolisme des glucides ne paraît différer de ce qu'il est chez les Mammifères que par la nature de la molécule qui lie l'acide phosphorique à un dérivé de la guanidine. De même, au niveau des

tissus, le temps oxydatif semble se réaliser en présence des mêmes agents de catalyse : glutathion, flavines, déshydrases, acide ascorbique.

Les mêmes agents se retrouvent aussi dans la calcification. Nous avons signalé l'activité des phosphatases.

2° Malgré cet aspect général qui est commun à tous les animaux, les Mollusques présentent certains caractères qui font penser à une organisation chimique encore imparfaite. Les mécanismes qui établissent les liaisons chimiques entre les cellules ne sont qu'ébauchés ou même manquent. C'est ainsi que la glycémie est faible, ne pouvant apporter rapidement quelque ressource sérieuse aux divers centres de consommation. Par contre, le glycogène est abondant dans toutes les cellules, constituant une réserve locale intracellulaire. Le glycogène hépatique cependant ne dépasse pas nettement celui des autres tissus. Ceux-ci sont indépendants et ne peuvent compter sur une réserve utile à tout l'organisme.

De même, l'élimination, au moins pour les mollusques marins, se fait sous la forme d'ammoniaque, forme élémentaire qui ne semble pas prévoir la traversée de l'organisme par un corps toxique.

3° L'adaptation au milieu aquatique est marquée, pour certaines molécules; les lipides par exemple, ont chez les Mollusques marins une constitution bien particulière qui rappelle celle des Poissons marins. Chez ces mêmes animaux, une réserve alcaline basse témoigne d'un séjour dans un milieu bien tamponné.

4° Enfin, si l'on cherche les particularités chimi-

ques spécifiques des Mollusques, on est fort embarrassé pour en découvrir qui soient correctes. Les unes, tel que l'abaissement relatif du métabolisme de base, se retrouvent chez tous les animaux à vie peu active. Les autres, telle que la présence d'hémocyanine, n'appartiennent pas à toute la classe des Mollusques. D'autres encore, telle que la présence d'érythrocrurine, débordent le cadre de cette classe d'animaux. Leur richesse en certains métaux, tels que cuivre ou zinc, ne saurait elle non plus constituer un élément caractéristique.

On le voit, il est impossible de superposer une classification chimique à la classification zoologique.

Vu :

Le Doyen,
JEAN LEPINE.

Vu :

Le Président de la Thèse,
V. CORDIER.

Vu et permis d'imprimer :

Lyon, le 12 Janvier 1942.

LE RECTEUR, PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ,
GAU.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT (G.). — Chemical study of several marine mollusks of the Pacific Coast. *Journ. of Biol. Chem.* 1920-21, **45**, 395-408.
- Chemical study of several marine mollusks of the Pacific Coast. The Liver. *Journ. of Biol. Chem.* 1923, **57**, 789-801.
- AMMON (R.). — Die Fermentative Spaltung des Acetylcholins. *Arch. f. Physiol.* 1933, **233**, 486-488.
- ARVANITAKI (A.) et CARDOT (H.). — Sur les variations de la concentration du milieu intérieur chez les Mollusques terrestres. *Journ. Physiol. et Path. Gén.*, 1932, **30**, 577-592.
- AUBEL (E.) et LÉVY (R.). — Le potentiel d'oxydo-réduction dans les Limaces (*Agriolimax-agrestis*). *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **105**, 358-360.
- BACQ (Z.-M.). — L'acétylcholine dans les tissus des Invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 243-245.
- La choline-estérase chez les Invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 247-249.
- La cholinestérase chez les Invertébrés, l'insensibilité des Crus'acés à l'acétylcholine. *Arch. Intern. Physiol.*, 1935, **43**, 47-56.
- Les esters de la choline dans les extraits de tissus des Invertébrés. *Arch. Intern. Physiol.*, 1936, **43**, 24-42.
- Nouvelles observations sur l'acétylcholine et la cholinestérase chez les Invertébrés. *Arch. Intern. Physiol.*, 1937, **44**, 174-185.
- BACQ (Z.-M.) et COPPÉE (G.). — Réaction des Vers et des Mollusques à l'ésérine. Existence des nerfs cholinergiques chez les Vers. *Arch. Intern. Physiol.*, 1937, **45**, 310-319.
- Contraste entre les Vers et les Mollusques en ce qui concerne leur réaction à l'ésérine. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **125**, 1059-1060.

- Existe-t-il des nerfs cholinergiques chez les Invertébrés ? XI^e Congrès de l'Ass. des Physiologistes, Paris, 1937, p. 323 (discussion).
- BACQ (Z.-M.) et MAZZA (F.-P.). — Identification d'acétylcholine, extraite des cellules ganglionnaires d'Octopus. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 246-248.
- Isolement de chloroaurate d'acétylcholine à partir d'un extrait de cellules nerveuses d'Octopus vulgaris. *Arch. Intern. Physiol.*, 1935, **42**, 43-57.
- BAECKER (R.). — Die Histologie der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). *Mikr. f. Naturfreunde*, 1929, **7**, 139-151.
- BAGLIONI (A.). — Sur l'action physiologique du poison des Céphalopodes. *Arch. Ital. Biol.*, 1909, **51**, 349.
- BALDWIN (E.). — Le phosphagène des Céphalopodes. *C. R. Soc. Biol.*, 11, 1932, **111**, 503-505.
- Arginase in the Invertebrates with a new Method for its Determination. *Biochem. Journ.*, 1935, **29**, 252-262.
- Problem of Nitrogen Catabolism in Invertebrates. IV. The Synthesis of Uric Acid in *Helix pomatia*. *Biochem. Journ.*, 1935, **29**, 1538-1545.
- BALDWIN (E.) and NEEDHAM (J.). — Problems of Nitrogen Catabolism in Invertebrates. I. *Helix pomatia*. *Biochem. Journ.*, 1934, **28**, 1372-1392.
- BARFURTH (P.). — Die Leber der Gastropoden, ein Hepatopankreas. *Zool. Anzeiger*, 1880, **3**, 499-502.
- Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 1883, **22**, 473-520.
- Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. *Biol. Centralbl.*, 1884, **3**, 435.
- Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Die Glykogenfunktion der Gastropodenleber. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 1885, **25**, 321-350.
- BEGEMANN (H.). — Over de ademkalingsfunction van Haemocyanine. *Thèse Sc. Nat., Utrecht*, 96 p., 12 fig., Elektrische Druk « de Industrie », J. v. Druten, éd., Utrecht, 1924.
- BELLION (Mlle M.). — Contribution à l'étude de l'hibernation chez les Invertébrés. Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'Escargot. *Thèses Sciences*, 1 vol., 120 p., Lyon, 1910.
- BERGMANN (W.). — The Sterols of Mollusks. *Journ. of biol. Chem.*, 1934, **104**, 317-328.

- BERKELEY (C.). — Anaerobic Respiration in some pelecypod Molluscs. *Journ. of bioi. Chem.*, 1921, **46**, 579-598.
- The Crystalline Style and Anaerobic Respiration. *Nature*, 1926, **117**, 518.
- Oxidase of the Crystalline Style. *Nature*, 1933, **131**, 94.
- The Oxidase and Dehydrogenase Systems of the Crystalline Style of Molluscs. *Biochem. Journ.*, 1933, **27**, 1357-5365.
- BERNARD (Mlle A.). — Contribution à l'étude de la composition minérale du milieu intérieur et du Potassium musculaire dans la série animale. *Thèse Sciences*, 102 p., Lyon, 1941.
- BERNARD (Mlle A.) et BONNET (V.). — Composition minérale de l'hémolymphe et étude d'une solution physiologique pour l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 3, 1930, **103**, 1119-1121.
- BERNARD (Cl.). — Recherches sur une nouvelle fonction du foie. *Ann. des Sc. Naturelles*, 1853, 3^e série, **19**, 332-335.
- Leçons de physiologie expérimentale. 1855, 2 vol., 510 p., 1855-1856. Paris, Baillièrre et fils, édit.
- Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. 1 vol., 420 p., 1879. Paris, Baillièrre et fils, édit.
- BERT (P.). — Mémoire sur la physiologie de la Seiche. *Mém. de la Soc. des Sciences de Bordeaux*, 1867, **5**, 120-122.
- Mémoire sur la physiologie de la Seiche. *C. R. Ac. Sc.*, 1867, **65**, 300-303.
- BERTHOUMEYROUX (J.). — Recherches sur le pouvoir réducteur des liquides du milieu intérieur de quelques Invertébrés marins. *Thèse Doct. Pharm.*, 1 vol., 54 p., Bordeaux, 1935.
- BERTHOUMEYROUX (J.) et SOUTERBICQ (J.). — Sur la glycémie de quelques invertébrés marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **116**, 232-234.
- BERTRAND (G.) et MACHEBŒUF (M.). — Sur la présence du Nickel et du Cobalt chez les animaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1925, **180**, 1380-1383.
- BERTRAND (G.) et MEDIGRECEANU (R.). — Recherche sur la présence et la répartition du manganèse dans les organes des animaux. *Ann. Inst. Pasteur*, 1913, **27**, 1-4.
- BERTRAND (G.) et ROSENBLATT (Mme). — Sur la teneur en zinc du corps et de certains organes des invertébrés. *Bull. Soc. Chim.*, 1923, **33**, 341-353.
- BÉTANCES (L.-M.). — Les cellules du sang de quelques Lamelli-branches. *Arch. Anat. Micr.*, 1922, **18**, 309-327.

- BETHE (E.) et BERGER (E.). — Variationen im Mineralbestand verschiedener Blutarten. *Pflügers Arch. f. Physiol.*, 1931, **207**, 571-584.
- BIALASZEWICZ (K.). — Contribution à l'étude de la composition minérale des liquides nourriciers chez les animaux marins. *Arch. Int. Physiol.*, 1933, **36**, 41-53.
- BIALASZEWICZ (K.) et KUPFER (Ch.). — De la composition minérale des Muscles des animaux marins. *Arch. Int. Physiol.*, 1936, **42**, 398-404.
- BIEDERMANN (W.) et MORITZ (P.). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersekret der Schnecken. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, 1898, **73**, 219-287.
- Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktion der sog. Leber der Mollusken. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, 1899, **75**, 1-86.
- BIERRY (M.) et GIAJA (J.). — Dosage du sucre du sang chez le Poulpe (*Octopus vulgaris*). *C. R. Soc. Biol.*, 1909, **66**, 579-580.
- BIERRY (H.) et GOUZON (B.). — Dosage du glycogène dans le cœur d'*Helix Pomatia* H. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **104**, 594-596.
- BIERRY (M.) et PORTIER (P.). — Sur le dosage du sucre du sang. *C. R. Soc. Biol.*, 1902, **54**, 1276-1277.
- BIERRY (H.) et RATHERY (F.). — Introduction à la physiologie des sucres. 1 vol., 418 p., Baillière et fils, édit., Paris, 1935.
- BLANC (H.), JULLIEN (A.) et MORIN (G.). — Recherches sur l'automatisme cardiaque chez *Helix pomatia*. Influence de la tension et de la composition saline sur l'automatisme des lambeaux ventriculaires. *Journ. Physiol. et Pathol. gén.*, 1932, **30**, 604-612.
- BLASCHKO (H.), RICHTER (D.) and SCHLOSSMANN (H.). — The Oxidation of Adrenalin and other Amines. *Biochem. Journ.*, 1937, **31**, 2187-2196.
- BODANSKY (M.). — Biochemical study on marin organismus. The occurrence of zinc. *Journ. of Biol. Chem.*, 1920, **44**, 175-189.
- BORDEN (M. A.). — A Study of the Respiration end of the Function of Haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 1931, **17**, 709.
- BOTAZZI (F.). — La pression osmotique du sang des animaux marins. *Arch. de Biol.*, 1897, **28**, 61-66.

- BOTAZZI (F.) et ENRIQUEZ (P.). — Sulle proprietà osmotiche delle glandole salivari posteriori dell' *Octopus macropus* (Dal Laboratorio di Fisiologia della Stazione zoologica di Napoli). *Società Editrice Libreria*, Milano, 1900.
- BOTAZZI (F.). — Contribution à la physiologie comparée de la digestion. *Arch. Ital. de Biol.*, 1901, **35**, 317-336.
- Recherches sur la glande salivaire postérieure de l'*Octopus macropus*. *Arch. Int. Physiol.*, 1921, **18**, 313-331.
- BOURQUELOT (F.). — Recherches relatives à l'action des sucs digestifs des Céphalopodes sur les matières amylacées. *C. R. Ac. Sc.*, 1881, **93**, 978-980.
- Recherches relatives à la digestion chez les Mollusques céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1882, **95**, 1174-1176.
- Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les mollusques céphalopodes. *Arch. de Zool. Expér.*, 1882, 11 série, **3**, 385-421.
- BOUSSINGAULT (A.). — Recherche du fer dans le sang d'un animal invertébré. *C. R. Ac. Sc.*, 1872, **75**, 173-175.
- BOYLAND (E.). — Chemical Changes in Muscle. *Invertebrate Muscle. Biochem. Journ.*, 1928, **22**, 362-379.
- BRADLEY (H. C.). — The occurrence of zinc in certain invertebrates. *Sciences*, 1903, **18**, 196-198.
- Manganese. A normal element in the tissue of the fresh water clams. *Journ. of biol. Chem.*, 1907, **3**, 151-159.
- Manganese of the tissue of lower animals. *Journ. of biol. Chem.*, 1910-1911, **8**, 237-245.
- BROCKMEIER (P.). — Einige Mitteilungen über Mollusken ; 2. die Kalkgewinnung der Landschnecken. *Verh. der Ges. deutscher Naturf.*, 1895, **67**, 112-113.
- BROOKS (G.) et PAULAIS (R.). — Recherches sur la répartition et la localisation des caroténoïdes, des flavines et de l'acide l-ascorbique chez les Mollusques lamellibranches. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1940, **22**, 304-341.
- BRUNEL (A.). — Sur la dégradation des substances d'origine purique chez les Mollusques lamellibranches. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 858-860.
- BURDEL (A.). — Contribution à l'étude des hémocyanines. *Th. Sc. Univ. Fribourg*, 1 vol., 33 p. Imp. Fragnières, Fribourg, 1922.

- CALUGAREANU (H.). — Recherches chimiques et physico-chimiques sur le sang d'Anodonte. *Bull. Section Sc. Acad. Roumaine*, 1914, **7**, 216.
- CAMUS (L.). — Le sang d'escargot et la coagulation. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, **52**, 493.
- Contribution à l'étude de la coagulation. *Cinquante-naire de la Soc. de Biol.*, Volume jubilaire, Paris, 1899.
- CARDOT (H.) et TROUSSIER (R.). — Évaluation de la quantité totale de l'hémolymph chez l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **103**, 71-73.
- CHAIGNE (Mlle M.). — Recherches biochimiques sur le glycogène des Invertébrés. *Thèse Doct. Pharm.*, 120 p., Bordeaux, 1933-34.
- Sur la surcharge en glycogène des organes reproducteurs de quelques invertébrés au moment de la ponte. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **115**, 174-175.
- CHANOZ (M.), PONTIUS (P.) et NIEL (R.). — Mise en évidence du cuivre contenu dans le sang de l'Escargot par la coloration électrolytique d'une membrane protéidique. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **114**, 1109-1112.
- CHAPPEAU (P.). — Recherches sur le métabolisme cellulaire de quelques Invertébrés marins. *Thèse Sciences*, 130 p., Bordeaux, 1932.
- CHARNOT (A.). — Contribution à l'étude du sang d'*Helix pomatia*. *Thèse de Sciences*, 85 p., Lyon, 1925.
- CHATIN (Ad.). — Sièges de la coloration chez les Huitres vertes. *C. R. Ac. Sc.*, 1893, **116**, 1206-1207.
- COLLIP (J.). — The Alkali Reserve of marine Fish and Invertebrates. *Journ. of biol. Chem.*, 1920, **44**, 329-344.
- Studies on Molluscan celomic Fluid. *Journ. of biol. Chem.*, 1920-21, **45**, 23-49.
- CONANT (J. B.), CHOW (B. F.) et SCHOENBACH (E. B.). — The oxidation of haemocyanin. *Journ. of biol. Chem.*, 1933, **101**, 463-473.
- CORTEGGIANI (E.). — Contribution à l'étude de l'acétylcholine libre et dissimulée sous forme de complexe dans le cerveau. *Thèse de Sciences*, 220 p., Paris, 1938.
- CORTEGGIANI (E.), GAUTRELET (J.), HALPERN (N.) et SERFATY (A.). — Action inhibitrice de l'aldéhyde formique sur l'activité de la cholinestérase du sang. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, 316-318.

- CORTEGGIANI (E.), GAUTRELET (J.), KASWIN (A.) et MENTZER (C.). — Sur l'existence d'un complexe libérant l'acétylcholine dans les centres nerveux sous l'influence de la chaleur. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, 667-669.
- COUPIN (H.). — Sur les fonctions de la tige cristalline des Acéphales. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, **130**, 1214-1216.
- COUVREUR (E.). — Note sur le sang de l'escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, **52**, 395-396.
- Sur le sang des Mollusques Gastéropodes marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1902, **54**, 1251-1252.
- COUVREUR (F.) et ROUQUIER (L.). — Sur les dérivés de l'Hémocyanine. *C. R. Soc. Biol.*, 1902, **54**, 1476.
- COUVREUR (E.) et BELLION (M.). — Sur le sucre du sang d'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1908, **64**, 276-642.
- CRAIFALEANU (A. D.). — Studies on the haemocyanin. I. On the cristallisation of the oxyhaemocyanin. *Bull. Soc. d. naturalisti Napoli*, 1918, **11**, 88-99.
- Studies on the haemocyanin. IV. L'azione dei sali dei metalli pesanti sull' emocianina. *Bull. Soc. d. Natural. Napoli*, 1919, **11**, 154-164.
- CROFTS (R. D.). — Haliotis. *L. M. B. C. Memoirs*, 1929, **29**, The University Press of Liverpool.
- CROSNIER DE VARIGNY (A.-Ch.). — Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les Invertébrés. 1 vol. in-8, 160 p., Poitiers, 1886.
- CUÉNOT (L.). — Le sang et la glande lymphatique des Aplysies. *C. R. Ac. Sc.*, 1890, **110**, 724-725.
- La valeur respira'oire de l'hémocyanine. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **115**, 127-129.
- Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2^e partie : Invertébrés). *Arch. Zool. Exp.*, 1891, **9**, 13-90 et 592-670.
- Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. *Arch. Biol.*, 1892, **12**, 683-734.
- Remarques sur le sang des Arches. *Arch. Zool.*, 1892, **10**, note p. 16.
- Sur le fonctionnement du rein des Helix. *C. R. Ac. Sc.*, 1894, **119**, 525-527.
- La fonction excrétrice du foie chez les Gastéropodes pulmonés. *Arch. Zool. Exp.*, 1899, **7**, 250-261. *Notes et Revues*, 1899, N^{os} 2, 25, 28.
- Les « foies » des Invertébrés. L'excrétion. In *Traité de Physiologie normale et pathologique*, Masson, édit., Paris, 1928, 311-337.

- DAKIN (W. J.). — Pecten. *L. M. B. C. Memoirs*, **17**, Williams and Norgate, London, 1909.
- DANIEL (R. J.). — Seasonal changes in the chemical composition of the Mussel (*Mytilus edulis*). *Rep. Lancs. Sea-Fish. Labs.*, 1920, 74-84 ; 1921, 205-216 ; 1922, 27-50.
- The Effects of Starvation on the Common Mussel (*Mytilus edulis*). *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 1925, **39**, 126-168.
- DASTRE (A.). — De l'élimination du fer par la bile. *Arch. Physiol. nor. path.*, 1891, **3**, 5-12.
- La Chlorophylle du foie chez les Mollusques. *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1899, **1**, 111-120.
- DASTRE (A.) et FLORESCO (P.). — Pigments hépatiques chez les Invertébrés. *Arch. de Physiol.*, 1898, **10**, 288-303.
- Fonction martiale du foie chez tous les animaux en général. *Arch. de Physiol.*, 1898, **10**, 177-191.
- Fonction martiale du foie chez les vertébrés et chez les invertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, 1898, **126**, 378-380.
- Contribution à l'étude des chlorophylles animales du foie des invertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, 1899, **128**, 398-400.
- Recherches sur les matières colorantes du foie et de la bile. 1 vol., G. Steinheil, Paris, 1899.
- DEINSE (A. B. von). — Regeneration of the Shell of Unio and Anodonta. *Zool. Anz.*, 1912, **39**, 575-578.
- Again Regeneration of the Shell of Anodont and other Deformation of Shells. *Zool. Anz.*, 1913, **42**, 36-42.
- DELAUNAY (H.). — Recherches biochimiques sur l'excrétion azotée des invertébrés. 1 vol. in-8, 196 p., Bordeaux, 1927.
- Le métabolisme de l'ammoniaque d'après les recherches relatives aux Invertébrés. *Rapport à la 8^e Réunion de l'Association des Physiologistes*, 1934.
- DELEZENNE (P.). — Le zinc constituant cellulaire de l'organisme animal. Sa présence et son rôle dans le venin de serpent. *Thèse Sciences*, 129 p., Paris, 1919.
- DERRIEN (Y.). — Répartition du ClNa et du glucose entre le plasma et le corps vitré chez *Octopus vulgaris* et *Sepia officinalis*. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 1011-1014.
- DHERE (Ch.). — Le cuivre hémétique et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, **52**, 458-460.
- Sur la teneur en hémoglobine du sang de Planorbis corné. *C. R. Soc. Biol.*, 1903, **55**, 1162-1163.

- Sur la préparation et sur quelques propriétés de l'oxyhémocyanine d'Escargot cristallisée. *C. R. Ac. Sc.*, 1908, **146**, 784-785.
- Recherches spectrographiques sur l'absorption des rayons ultra-violet par les albuminoïdes, les protéïdes et leurs dérivés. *Thèse Sciences*, 142 p. Paris 1909. Impr. Fragnière, éd., Fribourg.
- Sur la diversité des hémocyanines suivant leur origine zoologique. *C. R. Ac. Sc.*, EPEA, **157**, 309-310.
- Recherches sur l'hémocyanine. I et II. Teneur en cuivre et capacité respiratoire des sangs hémocyaniques. *Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, 1916, **16**, 985-997, et *Ibid.*, 1919, **18**, 221-243.
- Recherches sur l'hémocyanine. V. Spectre d'absorption ultra-violet de l'hémocyanine. *Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, 1920, **19**, 1081-1093.
- Sur quelques pigments respiratoires des Invertébrés. *Rev. Suisse Zool.*, 1928, **35**, 277-289.
- DHERE (C.) et BAUMELER (C.). — L'ultrafiltration appliquée au sang et à la bile d'Escargot en vue de l'étude de l'hémocyanine et de l'hélicorubine. *C. R. Soc. Biol.*, 1926, **95**, 628-630.
- Recherches sur la « Rufescine », pigment de la coquille d'*Haliothis Rufescens*. *Arch. Int. Physiol.*, 1930, **32**, 55-75.
- DHERE (C.), BAUMELER (C.) et SCHNEIDER (A.). — Sur quelques propriétés des hémocyanines de *Limulus polyphemus* et de *Busycon canaliculatum*. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**,
- DHERE (C.) et BURDEL (A.). — Sur la cristallisation d'une oxyhémocyanine d'Arthropode. *C. R. Ac. Sc.*, 1914, **160**, 559-560.
- Recherches sur l'hémocyanine. IV. Spectre d'absorption visible de l'oxyhémocyanine. *Journ. de Physiol. et de Pathol. Gén.*, 1919, **19**, 685-701.
- DHERE (C.) et VEGEZZI (G.). — Recherches sur l'hélicorubine. *Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, 1917, **17**, 44-52 et 53-66.
- DODEL (P.). — Action des sels de cuivre et de mercure sur le cœur isolé de *Helix Pomatia*. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1930, **12**, 754-758.
- DOR (L.). — Urobiline des Gastéropodes. *C. R. Soc. Biol.*, 1902, **54**, 54-56.
- DUBOIS (R.). — Sur le cuivre normal dans la série animale. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, **52**, 392-394.

- DUBUISSON (M.) et VAN HEUVERZWYN (J.). — Nouvelles recherches sur la répartition du manganèse chez les Mollusques. *Arch. Intern. Physiol.*, 1930, **32**, 86-91.
- DUGAL (L.-P.) et IRVING (L.). — Sécrétion de carbonate de calcium par les *Venus mercenaria* fermées hermétiquement. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **124**, 526-528.
- DUVAL (M.). — Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. *Bull. Inst. Oceanogr.*, 1925, **2**, 233-403.
- Sur la concentration moléculaire du sang de l'Escargot. Influence de l'état d'activité de l'animal. *C. R. Ac. Sc.*, 1927, **185**, 1620-1622.
- La teneur en gaz carbonique du sang de l'Escargot au cours du cycle annuel. *C. R. Ac. Sc.*, 1929, **188**, 104-106.
- Concentration moléculaire du sang de l'Escargot. Ses facteurs. Ses variations. Influence de l'état d'activité de l'animal. *Ann. Physiol. et Physicochim. Biol.*, 1930, **6**, 346-365.
- DUVAL (M.) et FISCHER (P.). — Propriétés physico-chimiques du liquide gastrique d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, **97**, 949-950.
- DUVAL (M.) et PORTIER (P.). — La teneur en phosphore minéral du sang de quelques Invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, **99**, 1831-1833.
- ELLIS (M.). — Guanidine Determinations on some Invertebrates by a colorimetric phosphotungstic Acid Method. *Biochem. Journ.*, 1928, **22**, 353-361.
- ENGEL (G. L.) et GÉRARD (R. W.). — Le métabolisme phosphoré du nerf des Invertébrés. *Journ. of biol. Chem.*, 1935, **112**, 379-392.
- ENRIQUEZ (P.). — Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. *Mitteil. d. Zool. Station Neapel*, 1902, **15**, 281.
- ESCHER-DESRIVIÈRES (J.), LEDERER (E.) et VERRIER (M.-L.). — Recherches sur le pigment rétinien des Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **207**, 1447-1450.
- EULER (H. von), HELLSTRÖM (H.) und KLUSMAUL (E.). — Ueber den Carotenoidgehalt einiger Evertebraten. *Zeitschr. Physiol. Chem.*, 1934, **228**, 77-89.
- FABRE (R.) et LEDERER (E.). — Contribution à l'étude des lipochromes des animaux marins. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1934, **16**, 105-117.

- FAUSSEK (V.). — Ueber die Ablagerung des Pigments bei Mytilus. *Zeit. wiss. Zool.*, 1898, **45**, 112-142.
- FIRDMANN (J.). — L'optimum thermique de l'action des enzymes en fonction de leur origine et leur degré de pureté. *Ann. de Physiol.*, 1938, **14**, 67-93.
- FISCHER (P.-H.). — Recherches sur la vie ralentie de l'Escargot. *Thèse Sciences Paris*, 1931, 189 p.
- FLORKIN (M.). — La fonction respiratoire du « milieu intérieur » dans la série animale. *Rapport à la 8^e Réunion de l'Association des Physiologistes*, 1934.
- Taux des substances réductrices fermentescibles (glycémie vraie) du milieu intérieur des Invertébrés. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1937, **19**, 990-997.
- Concentration, milieu extérieur et hydratation chez un Lamellibranche d'eau douce. *Bull. Acad. Belge Cl. Sc.*, 1938, **24**, 143-146.
- Procédé pour l'étude des variations d'hydratation de l'Anodonte. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 842-844.
- FLORKIN (M.) et BLUM (F.). — Sur la teneur en protéines du sang et du liquide coelomique des Invertébrés. *Arch. Int. Physiol.*, 1934, **88**, 353-364.
- FLORKIN (M.) et BOSSON (G.). — Le liquide extra-palléal de l'Anodonte n'est pas identique au sang de cet animal. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, 1222-1224.
- Azote sanguin et urinaire de l'Anodonte cygnea. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 1368-1369.
- Glycémie de l'Anodonte. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, 1348-1350.
- FLORKIN (M.) et HOUET (R.). — Sur l'ammoniaque sanguine d'un Lamellibranche (Anodonte cygnea). *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 843-845.
- FONTAINE (M.) et RAFFY (A.). — Etude spectro-chimique de l'aplysiopurpurine. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, **121**, 735-736.
- Sur la nature chimique des Aplysiopurpurines. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1936, **61**, 49-54.
- FOSSE (R.). — Origine et distribution de l'urée dans la nature. Application de nouvelles méthodes d'analyse de l'urée basées sur l'emploi du xanthidrol. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1916, **22**, 132-154.
- FRÉDÉRICQ (L.). — La digestion des matières albuminoïdes chez quelques Invertébrés. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, 1878, **7**, 391-400.

- Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulg.). *Arch. de Zool. Expér.*, 1878, **7**, 535-583.
- Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique*, 1878, Série II, **46**, 761-762.
- Sur l'hémocyanine, substance nouvelle du sang de Poulpe. *C. R. Ac. Sc.*, 1878, **87**, 996-998.
- Sur l'hémocyanine. *C. R. Ac. Sc.*, 1892 **115**, 61-63.
- FRENZEL (M.). — Ueber die sog. Kalkzellen der Gastropoden-leber. *Biol. Centralbl.*, 1884, **3**, 323-329.
- Ueber die Mitteldarmdrüse der Mollusken. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 1885, **25**, 48-84.
- FROUTIN (G.-H.). — Sur l'existence de cellules à enclaves phé-noliques dans le tissu conjonctif des Pulmonés et plus particulièrement de Zonites algeris L. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1936, **61**, 519-524.
- VON FURTH. — Vergleichende chemische Physiologie der nederen Tieren. *Jena Fischer*, 1903, 670 p.
- GALTISOFF (P.). — The Biochemistyr of the Invertebrates of Sea. *Ecologicals Monographs*, 1934, **4**, 481-490.
- Sources of Ca for Shell of Ostrea virginica. *Nature*, London, 1938, **141**, 922.
- GATTERER (A.) and PHILIPPI (E.). — Enthalten die Hämocya-nine ausser Kupfer noch andere Metalle ? *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1933, **216**, 120-122.
- GAUTRELET (J.). — Contribution à l'étude de la choline dans la série animale. *Congrès Int. de Physiol.*, Vienne, 1910.
- Contribution à l'étude de la choline dans l'organisme animal. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1936, **18**, 449-455.
- GAUTRELET (J.) et HALPERN (N.). — Antagonisme du curare, du cyanure d'éthyle et de l'hémolymph vis-à-vis de l'action inhibitrice de l'acétylcholine sur le cœur d'He-lix pomatia. Influence de l'ésérine. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, 412-414.
- GIAJA (J.). — Etude des ferments des glucosides et des hy-drates de carbone chez les Mollusques et chez les Crus-tacés. *Thèse sciences*, 259 p., Paris, 1909, in-8°.
- GIROD (P.). — Recherches sur la peau des Céphalopodes. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 2^e série, 1883, **1**, 225-266.
- GIROUD (A.) et RATSIMAMANGA (R.). — La Vitamine C chez les Invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 763-765.
- GIROUD (A.) et RAKOTORATSIMAMANGA (A.). — Distribution de la Vitamine C chez les Invertébrés. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1936, **18**, 375-383.

- GLAISTER (D.) and KEALEY (M.). — The Oxygen Consumption and Carbohydrate Metabolism of the Retractor Muscle of the Foot of *Mytilus edulis*. *Journ. Physiol.*, 1936, **87**, 56-63.
- GOMPEL (M.) et HENRI (V.). — Etude de la sécrétion urinaire chez le Poulpe. *C. R. Soc. Biol.*, 1906, **60**, 1260-1261.
- GRABAR (P.). — Ultrafiltration fractionnée de l'hémocyanine de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, 1472-1474.
- GRAETZ (E.). — Ueber einige Verdauungsfermente im Kropfsafte einheimischer Pulmonate. *Ztschr. für physiol. Chem.*, 1929, **180**, 305-307.
- GRIESBACH (W.). — Ueber das Blut acephaler Mollusken. *Verh. des Ges. Deutscher Naturforscher u. Aerzte*, 1891, **63**, 131-133.
- GRIFFITHS (A. B.). — A note on a peculiar excretory product found in the Liver of *Sepia officinalis*. *Chem. News*, 1883, **48**, 37-43.
- Chemico-physiological investigations on the Cephalopod liver and its identity as a true Pankreas. *Chem. News*, 1885, **51**, 160.
- On the Nephridia and Liver of *Patella vulgata*. *Proc. Roy. Soc.*, 1887, **42**, 392-394.
- The salivary glands of *Sepia officinalis* and *Patella vulgata*. *Proc. Roy. Soc.*, 1888, **44**, 327-328.
- On the blood of the Invertebrata. *Proc. Roy. Soc. of Edinburgh*, 1890-1891, **18**, 288-294.
- On the blood of the Invertebrata. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 1892, **19**, 127-130.
- Physiology of the Invertebrata. 1 vol., Londres, 1892.
- Sur la composition de l'hémocyanine. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **114**, 496-498.
- Sur la composition de la pinnaglobine, une nouvelle globuline. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **114**, 840-842.
- Sur la composition de la chlorocruorine. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **114**, 1277-1279.
- Sur une globuline respiratoire contenue dans le sang des Chitons. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **115**, 474-475.
- Sur une globuline incolore, qui possède une fonction respiratoire. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **115**, 259-261.
- Sur la d-achroglobine, globuline respiratoire contenue dans le sang de quelques Mollusques. *C. R. Ac. Sc.*, 1893, **116**, 1206-1207.

- GUILLEMET (R.). — Dosage de quelques centaines de milligrammes de cuivre ; application au sang, à l'hémocyanine et à divers autres tissus animaux. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1932, **141**, 1350-1385.
- GUILLEMET (R.) et GOSSELIN (G.). — Sur les rapports entre le cuivre et la capacité respiratoire dans les sangs hémocyaniques. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, **111**, 733-735.
- GUILLEMET (R.) et SIGOT (A.). — La teneur en cuivre des différents organes du corps de l'Escargot ; ses variations. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **114**, 1041-1043.
- HAMMARSTEN (A.). — Studien über Mucin und mucinähnliche Substanzen. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, 1885, **36**, 352-359.
- HAMON (M.). — Les constituants chimiques des enveloppes des spermatozoaires de Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1939, **208**, 387-389.
- Caractérisation de quelques acides aminés entrant dans la constitution des spermatozoaires des Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1939, **208**, 835-837.
- HARDEN (H.) et YOUNG (W.). — The Preparation of Glycogen and Yeast-gum from Yeast. *Journ. Chem. Soc.*, 1912, **102**, 1928-1932.
- Glycogen from Yeast. *Journ. Chem. Soc.*, 1902, **82**, 1224-1227.
- HECKEL (B.). — De quelques phénomènes de localisation minérale et organique dans les tissus animaux. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1875, **11**, 553-607.
- HEIM (F.). — Sur la matière colorante bleue du sang des Crustacés. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **114**, 771-773.
- HELMCKE (J. G.). — Untersuchungen über die Schalen und Körperfärbung der Landschnecken. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont.*, 1938, **60** (1), 1-36.
- HENRIQUÈS (V.) et ROCHE (A.). — Recherche sur la teneur en fer du muscle dans la série animale. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1927, **9**, 501-527.
- HENZE (M.). — Ueber das Vorkommen freier Asparaginsäure im tierischen Organismus. *Ber. d. deutschen chem. Ges., Berlin*, 1901, **34**, 348-354.
- Ueber den Kupferhalt der Cephalopodenleber. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1901, **33**, 417-425.
- Zur Kenntnis des Hämocyanins. *Ztschr. für physiol. Chemie*, 1901, **33**, 370-382.
- Zur Kenntniss des Hämocyanins. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1905, **43**, 290-298.

- Ueber das Vorkommen des Betains bei Cephalopoden. *Ztschr. physiol. Chem.*, 1910, **70**, 253-255.
- Ueber das Vorkommen des Trimethylaminooxyds bei Cephalopoden. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1914, **91**, 230-232.
- Ueber das sogenannte Pinnaglobine. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1926, **162**, 138-144.
- Ueber den Tyramin- und Tyrosingehalt der Speicheldrüse der Cephalopoden; zugleich Methodisches zur Microbestimmung der beiden Substanzen. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1929, **182**, 227-240.
- HERNLER (F.) und PHILIPPI (E.). — Die elementare Zusammensetzung des kristallisierten Oxyhämocyanins von *Helix pomatia*. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1930, **191**, 23-27.
- Die elementare Zusammensetzung verschiedener Hämocyanine. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1933, **216**, 110-119.
- HEUVERS WYN (J. van). — Sur la teneur élevée en manganèse des Branchies d'*Anodonta cygnea*. *Arch. nt. Physiol.*, 1930, **32**, 423-426.
- HILTNER (S.) and WICHMANN (H. J.). — Zinc in oysters. *Journ. of biol. Chem.*, 1919, **28**, 205-221.
- HOFMANN (P.). — Ueber einen peripheren Tonus der Cephalopoden chromatophoren, etc... *Arch. f. ges. Physiol.*, 1907, **118**, 468-475.
- Untersuchung an den chromatophoren der Cephalopoden. *Arch. f. ges. Physiol.*, 1910, **132**, 305-312.
- HOWES (H.). — A semi-synthetic Diet for *Helix pomatia*. *Biochem. Journ.*, 1937, **31**, 1489-1498.
- HYDE (I.). — Beobachtungen über die Sekretion der sog. Speicheldrüsen von *Octopus macropus*. *Zeitschr. f. Biol.*, 1897, **35**, 459-477.
- HYKES (O. V.). — L'adrénaline et le cœur des Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **103**, 360-362.
- IRVIN (J. L.). — Further Studies on Octopine. *Journ. of Biol. Chem.*, 1938, **123**, 62-63.
- IRVIN (J. L.) and WILSON (D. W.). — Studies on Octopin. *Journ. of Biol. Chem.*, 1939, **127**, 555-563; 565-574; 575-579.
- ISEKI (T.). — Ueber die basischen Extraktivstoffe des Octopoden Muskels. *Ztschr. f. Physiol. Chem.*, 1931, **203**, 259-261.

- JOUBIN (L.). — Sur le développement des chromatophores des Céphalopodes octopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1891, **112**, 259-261.
- Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. *Arch. Zool. Exp.*, 1892, **10**, 250-257.
- JOUSSET DE BELLESME. — Recherches sur le foie des Mollusques Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1879, **88**, 304-306.
- Recherches sur la digestion chez les Mollusques Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1879, **88**, 428-429.
- JULLIEN (A.). — Action de l'atropine et de l'acétylcholine sur le cœur de l'Huitre, et plus généralement, action de ces deux substances sur le cœur des Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **119**, 603-605.
- De l'action de certains poisons sur le cœur de l'Huitre et des Mollusques, en général. *Journ. de Physiol. et Path. Gén.*, 1936, **34**, 774-786.
- JULLIEN (A.) et RICHARD (J.-G.). — Réaction du milieu extérieur, influence sur la survie de l'Huitre et le pH de l'hémolymphe. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **122**, 1106-1108 et 1108-1110.
- JULLIEN (A.) et VINCENT (D.). — Sur l'action de l'acétylcholine sur le cœur des Mollusques. L'antagonisme curare-acétylcholine. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 209-211.
- Les esters de la choline dans quelques organes de Mollusques. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 1145-1147.
- JULLIEN (A.), VINCENT (D.), BOUCHET (M.) et VUILLET (M.). — Libération d'acétylcholine à partir du myocarde de quelques Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 1134-1136.
- Action de divers extraits de cœur de Mollusques sur le cœur de Grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 1495-1497.
- De l'action des extraits cardiaques sur l'automatisme du cœur d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **129**, 667-670.
- Contribution à l'étude de l'action des extraits cardiaques sur l'automatisme du cœur chez les Mollusques. *Journ. Physiol. et Path. Gén.* 1938, **36**, 702-713.
- Observations sur l'acétylcholine et la cholinestérase chez les Mollusques. 12^e Réunion de l'Ass. des Physiol., Louvain, 1938 ; *Ann. de Physiol.*, 1938, **14**, 567-579.
- KAMACHI (T.). — Beiträge zur Embryochemie der Cephalopoden. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1936, **238**, 91-95.

- KARRER (P.) und SOLMSSSEN (U.). — Ueber des Vorkommen von Carotenoiden bei einigen Meerestieren. *Helv. Chim. Acta*, 1935, **18**, 915-921.
- KARRER (P.), STAUB (M.), WEINTRAGEN (A.) und JOOS (B.). — Zur Kenntnis der Lichenase und Reservecellulose (Lichenin). *Helv. Chim. Acta*, 1924, **7**, 144-162 ; 518-519.
- KIESSER (O.) et HAUSEN (A.). — Chemisch-analytische Untersuchungen an Muskeln von marinen Avertebraten. *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, 1933, **219**, 62-71.
- KISH (B.). — Der Gehalt des Blutes einiger Wirbellosen an reduzierenden Substanzen. *Bioch. Zeitschr.*, 1929, **211**, 128-135.
- KNOLL (Ph.). — Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. *Sitzungsber. d. Akademie Wien.*, 1893, 3. Abtlg. **102**, 440-478.
- KOBERT (R.). — Ueber Häemocyanin nebst einigen Notizen ueber Hämerhythrin. *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1903, **48**, 411-433.
- KRAUSE (R.). — Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. *Centralbl. f. Physiol.*, 1895, **9**, 273-277.
- Ueber Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden. *Sitzungsber. Akad. Berlin*, 1897, 1085-1098.
- KRIJGSMAN (B. J.). — Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*. II Teil. Sekretion, Resorption, Phagozytose. *Zeitschr. Wiss. Biol. Abt. C. Zeitschr. vergleich. Physiol.*, 1928, **8** (2), 187-280.
- KRUKENBERG (C. F. W.). — Der Verdauungsvorgang bei einigen Cephalopoden und Pulmonaten: *Untersuchungen d. physiol. Inst. Heidelberg.*, 1878, **2**, 2-15.
- Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefässen der Evertebraten. *Untersuchungen d. physiol. Inst. Heidelberg*, 1878, **2**, 338-365.
- Ueber die Verdauungsvorgänge bei Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiaten. *Untersuchungen d. physiol. Inst. Heidelberg*, 1878, **2**, 402-417.
- Notizen zur Litteratur über die vergleichende Physiologie des Nutritionsprozesse. *Untersuchungen d. physiol. Inst. Heidelberg*, 1878, **2**, 418-423.
- Zur Kenntnis des Häemocyanins und seiner Verbreitung im Tierreiche. *Centralbl. f. d. med. Wiss.*, 1880, **15**, 417-418.

- Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung des Harnstoffs und der Aminosäuren bei Wirbellosen. *Vergl. Studien*, 1880, I. Reihe, 2. Abt., 32-34.
- Zur vergleichend-physiol. Behandlung der Glykogenfrage. *Vergl. Studien*, 1880, I. Reihe, 2. Abt., 58-60.
- Vergleichend physiologische Beiträge zur Kenntnis der Respirationsvorgänge bei wirbellosen Tieren. *Vergl. Studien*, 1880, I. Reihe, 3. Abt., 66-78.
- Nachträge zu den vergleichendphysiol. Untersuchungen über die Verdauungsvorgänge. *Vergl. Studien*, 1881, I. Reihe, 5. Abt., 66-71.
- Ueber die Hydrophilus-Lymphe und die Hämolymphe von Planorbis, Lymnaeus und Paludina. *Verh. des naturhist.-med. Vereins Heidelberg, N. F.*, 1881, **3**, 79-88.
- Die Pigmente. *Vergl. Studien*, 1882, **2**, 3-10.
- Untersuchungen bitterschmeckender Evertebraelenlebern, resp. deren Sekrete auf Gallensäuren. *Vergl. Studien*, 1882, 2. Reihe, 1. Abt., 175-179.
- Zur vergleichenden Physiologie der Lymphe. *Vergl. Studien*, 1882, 2. Reihe, 1. Abt., 87-138.
- Zur Kenntnis der Genese der Gallenfarbstoffe und der Melanine. *Centralbl. f. die med. Wissenschaft*, 1883, **21**, 785-789.
- KUNTARA (W.). — Beitrag zur Kenntnis der Lipase aus dem Darmsaft der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). I. Mitteilung über Helixenzyme. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1934, **225**, 169-188.
- KUTSCHER (Fr.) und ACKERMANN (D.). — Ueber das Alternative von Kreatinin und Arginin bei Vertebraten beziehungsweise Avertebraten. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1931, **199**, 266-272.
- KUTSCHER (Fr.), ACKERMANN (D.) und FLÖSSNER (O.). — Ueber das Arcain, eine bisher unbekannte tierische Base. *Ztschr. Physiol. Chem.*, 1931, **199**, 273-280.
- LABBE (A.). — Les Oncidiadés, mollusques à silice. *C. R. Ac. Sc.*, 1933, **197**, 697-699.
- LANDWEHR (P.). — Untersuchungen über das Mucin von *Helix pomatia* und ein neues Kohlehydrat (Achroglykogen) in der Weinbergschnecke. *Ztschr. f. physiol. Chemie*, 1882, **6**, 74-82.
- LANCASTER (R.). — Preliminary notice of some observations with the spectroscope on animal substances. *Journ. of Anat. and Physiol.*, 1867, **2**, 114-116.

- Abstract of a report on the spectroscopic examination of certain animal substances. *Journ. of Anat. and Physiol.*, 1870 **3**, 119-129.
- Ueber das Vorkommen von Hämoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebenden Organismen. *Pflüger's Arch.*, 1871, **4**, 315-320.
- A contribution to the knowledge of Haemoglobin. *Proc. Roy. Soc.*, 1872, **21**, 71-81.
- LAPORTA (M.). — Sulla costituzione dell' emociana di Octopus. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 1932, **70**, 630.
- LEDERER (E.). — Recherches sur les caroténoïdes des animaux inférieurs et des cryptogames. *Thèse de Sciences*, 140 p., Paris, 1938.
- LEGENDRE (R.). — La constitution en ions hydrogène de l'eau de mer, le pH. 1 vol., 291 p. *Les Presses Universitaires de France*, Paris, 1925.
- LEITCH (I.). — The Function of Haemoglobin in Invertebrates, with special reference to Planorbis and Chironomus larvae. *Journ. Physiol.*, 1916, **50**, 370-377.
- LEULIER (A.) et BERNARD (Mlle. A.). — Sur le dosage des métaux alcalins dans l'eau de mer et le milieu intérieur de quelques invertébrés marins. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1931, **13**, 133-138.
- LEULIER (A.) et CHARNOT (A.). — Sur la cholestérine d'un Mollusque Gastéropode, l'Helix Pomatia. *C. R. Soc. Biol.*, 1926 **94**, 63-64.
- LEVENNE (A.). — The Mucoproteins of the Snails, Helix aspersa and Helix pomatia. *Journ. of biol. Chem.*, 1925, **65**, 683-700.
- LÉVY (M.). — Zoochemische Untersuchungen der Mitteldarmdrüse (Leber) von Helix pomatia. *Zeitschr. f. Biol.* 1890, **27**, 398-414.
- LINNEWEH (W.), KEIL (A.) und HOPPE-SEYLER (F.). — Die Konstitution des Anserins. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1929, **183**, 11-18.
- LOEPER (M.), LEMAIRE (A.) et MOUGEOT (A.). — Le rôle du glycogène dans l'activité du cœur d'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 4, 1930, **190**, 950.
- LOHMANN (K.). — Untersuchungen an Octopodmuskulatur. Isolierung und enzymatische Verhalten von Adenylpyrophosphorsäure und Argininphosphorsäure. *Biochem. Zeitschr.*, 1936, **286**, 28-44.

- LONGE (B.) et MER (E.). — De la répartition du carbone et de
chaux dans les tissus de l'*Helix pomatia*. *C. R. Soc.
Biol.*, 1880 (7), **2**, 189-193.
- LUSTIG (B.) und ERNST (T.). — Ueber den Eiweisszucker, Ei-
weissgehalt und Kohlenhydratindex der Sera und Kör-
perflüssigkeiten verschiedener Tierarten. *Biochem.
Zeitschrift.*, 1936, **289**, 365-389.
- LUSTIG (B.), ERNST (T.) et REUSS (E.). — Die Zusammensetzung
des Blutes von *Helix pomatia* bei Sommer und Winter-
tieren. *Biochem. Zeitschrift.*, 1937, **290**, 95-98.
- MACALLUM. — On the distribution of assimilated iron com-
pounds. *Quart. Journ. mic. Sc.*, 1895, **38**, 116-162.
- Mac MUNN (C. A.). — Studies in animal chromatology. *Proc.
Birmingham Phil. Soc.*, 1883, **3**.
- Observations on the colouring matters of the so-
called bile of Invertebrates. *Proc. Roy. Soc.*, 1883, **35**,
132-133.
- Chromatology of the blood of some Invertebrates.
Quart. Journ. micr. Sc., 1885, **35**.
- Researches on Myohematin and the Histohematin.
Proc. Philos. Trans., 1885, **176**, 1886, **177**, et *Journ. of
Physiol.*, 1887, **8**, 130-142.
- Contribution to animal chromatology. *Quart. Journ.
micr. Sc.*, 1889, **30**, 125-132.
- Further observations on enterochlorophyll. *Quart.
Journ. micr. Sc.*, 1895, **38**, 24-36.
- The pigments of *Aplysia punctata*. *Journ. of Physiol.*,
1899, **24**, 203-2-9.
- On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crus-
tacea, its structure and function. *Proc. Roy. Soc.*, 1899,
64, 436-438.
- On the Gastric Gland of Mollusca and Decapod Crus-
tacea. Its structure and functions. *Philos. Trans. Lon-
don (B)*, 1900, **193**, 1-34.
- On the Gastric Gland of Mollusca and Decapod C-
tacea, its structure and functions. *Philosoph. Transac-
tions*, 1900, **193**, 1-34.
- MANIGAULT (P.). — La tension du gaz carbonique, condition
de la régénération de la coquille chez *Helix*. *Trav. Sta-
tion Biol. Roscoff*, 1933, **11**, 53-60.
- Recherches sur le calcaire chez les Mollusques. Phos-
phatase et précipitation calcique. *Histochimie du cal-
cium. Ann. Inst. Océan.*, 1938-39, **18**, 331-426.

- MARCHAL (P.). — Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. *Thèse Méd. Paris*, 130 p., 188-89.
- MAYDA (H.). — *Acta Schol. Med. Univ. Imp. Kioto*, 1936, **18**, 218. Cité d'après Moore et Wilson.
- MAYER (A.). — Etude sur les éliminations provoquées chez le Poulpe (*Octopus vulgaris*). *C. R. Soc. Biol.*, 1906, **60**, 228-229.
- MENDEL (L. B.) et BRADLEY (H. C.). — The inorganic constitution of the liver of *Sycotypus*. *Am. Journ. of Physiol.*, 1905, **14**, 313-325.
- Experimental studies on the physiology of Molluscs. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1907, **17**, 28-35.
- MENDEL (L. B.) and WELLS (H. G.). — Experimental Studies on the Physiology of Mollusks. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1909, **23**, 169-175.
- MENTZER (C.), KASWIN (A.), CORTEGGIANI (E.) et GAUTRELET (J.). — Contribution à l'étude de la choline et de l'acétylcholine chez les Invertébrés. Recherches dans les organes de *Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, 668-670.
- MEYER (P.). — La pression colloïdo-osmotique de l'hémolymphe des *Helix*. *C. R. Soc. Biol.* 1935, **120**, 1004-1006.
- La pression colloïdo-osmotique des liquides nourriciers des Invertébrés marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 305-307.
- MEYER (P.) et THIBAUDET (M.-A.). — Modifications du milieu intérieur pendant l'hibernation et l'estivation des Hélices. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **124**, 185-187.
- Recherches sur l'hibernation et l'estivation des Hélices. La taille moyenne des particules colloïdales de l'hémolymphe. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **124**, 653-655.
- MINOUCHI (O.). — Studien über die Calciumabscheidung bei Mollusken. I. Ueber die Calciumabscheidung bei *Helix nemoralis*. *Zeitschr. f. Zellf. u. Mikrosk. Anat.*, 1936, **24**, 614-621.
- MITRA (S. B.). — The Crystalline Style of Lamellibranchia. *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, 1901, **14**, 591-602.
- MITZESCU (I. I.) et COSMA (I.). — La courbe de dissociation du CO₂ dans le liquide circulant d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.* 1927, **97**, 1110-1111.
- MONIER (A.). — Sur la répartition du glutathion dans les organes de quelques Invertébrés marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 456-458.

- MOORE (E.) and WILSON (D. W.). — The Isolation and a Study of the Structure of Octopine. *Journ. of Biol. Chem.*, 1937, **119**, 573-584.
- MOREL (A.) et BELLION (Mlle M.). — Contribution à l'étude du sucre du sang des Invertébrés. Sucre libre et sucre combiné de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1910, **69**, 27-28.
- MORITZ (P.). — Ueber die Funktion der sog. « Leber » der Mollusken. *Inaug.-Diss. Jena*, 1899.
- MORIZAWA (K.). — *Acta Schol. Med. Univ. Imp. Kioto*, 1927, **9**, 285. Cité d'après Moore et Wilson.
- MOSELY (R.). — On the colouring matter of various animals. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1877, **17**.
- MOYNIER DE VILLEPOIX (R.). — Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. *Thèse Sciences, Paris*, 1893, 150 p.
- MULLER (E.). — Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darmkanal. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, 1901, **83**, 619-623.
- MULON (P.). — Sur le tissu conjonctif du manteau de *Mytilus*, glande interstitielle génitale. *C. R. Ass. Anat. Rennes*, 1913, **15**, 139-160.
- MYERS (R. G.). — Blood of Invertebrates. *Journ. biol. Chem.*, 1920, **41**, 119-127.
- NEEDHAM (J.). — Correlation between uricotelic Metabolism and Habitat in the Phylum Mollusca. *Biochem. Journ.*, 1935, **29**, 238-251.
- NEUBERGER (P.). — Hydrolysis of glucosaminides by enzyme in *Helix pomatia*. *Biochem. Journ.*, 1939, **33**, 158-170.
- NEUMANN (E.). — On certain green (Chlorophylloid) pigments in Invertebrates. *Quart. Journ. Micr. Sc. N. S.*, 1898, **41**, 22-40.
- NICODIM (H.). — De l'hépatopancréas chez les Mollusques. *Bull. de la Section Scientifique Acad. Roumaine*, 1912, **1**, 236-240.
- NORRIS (R.) et RAMA RAO (D. A. R.). — Phosphatases of marine invertebrates. *Journ. of biol. Chem.*, 1935, **119**, 1141-1144.
- PALADINO (R.). — Ueber das spektroskopische und chemische Verhalten des Pigmentsekretes von *Aplysia punctata*. *Beitr. zur chem. Physiol.*, 1908, **11**, 35-39.
- Ueber die schwarze Cephalopodentinte. *Biochem. Zeitschr.*, 1909, **27**, 130-137.

- PANCERI (S.). — Nouvelles observations sur la salive des Mollusques gastéropodes. *Ann. des Sc. Natur. Zool.*, 1868, Série 5, **10**, 89-100.
- PARAVICINI (G.). — Sur la régénération de quelques Gastéropodes pulmonés. *Arch. It. Biol.*, 1898, **31**, 195-196.
- PAULAIS (R.). — Sur la localisation du nickel dans les organes des Mollusques Lamellibranches. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **203**, 685-687.
- Le cuivre, le zinc et le cobalt dans les organes des Mollusques Lamellibranches. *C. R. Ac. Sc.*, 1937, **204**, 1508-1510.
- Recherches sur les infiniments petits chimiques minéraux chez les Mollusques. *Thèse Sciences, Paris*, 1939, 170 p.
- PELSENEER (P.). — Contribution à l'étude des Lamellibranches. *Arch. Biol. Paris*, 1891, **11**, 147-312.
- A propos de la formation et de la composition chimique de la coquille des Mollusques. *Soc. Roy. Zool. et Malac., Belgique*, 1920, **51**, 70.
- PHILIPPI (E.). — Zur Kenntniss der Hämocyanine. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1919, **104**, 88-94.
- Zur Struktur der Hämocyanine. I. Ueber Isolierung des « Hämocuprin » genannten Kupferkomponente von Hämocyanine. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1931, **194**, 232-274.
- PHILIPPSON (M.), HANNEVART (G.) et THIEREN (J.). — Sur l'adaptation de l'*Anodonta cygnea* à l'eau de mer. *Arch. Int. Physiol.*, 1910, **9**, 460-472.
- PHILLIPS (A.). — The results of an analytical search for metals in Tortugas marine organisms. *Paper from the department of marine Biology of the Carnegie Institution of Washington*. Publication 251, 1917.
- PHISALIX (C.). — Structure et développement des chromatophores chez les Céphalopodes. *Arch. Physiol. Norm. et Path.*, 1892, **24**, 128-134.
- Nouvelles recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. *Arch. Physiol. Norm. et Path.*, 1892, **26**, 330-337.
- Note sur les chromatophores des Céphalopodes. *C. R. Soc. Biol.*, 1892, **44**, 442-444.
- Observation sur le sang de l'Escargot (*Helix pomatia*). Réduction de l'hémocyanine. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, **52**, 729-730.

- POLICARD (A.) et LEULIER (A.). — Etude critique sur les méthodes de caractérisation histo-chimiques du phosphore. *Bull. Hist. Appliq.*, 1925, **2**, 22-44.
- PORA (E.-A.). — Quelques données analytiques sur la composition chimique et physico-chimique du sang de quelques Invertébrés et Vertébrés marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, 291-293.
- PRENANT (M.). — Etudes histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. Gén. et Exp.*, 1922, **5**, 1-180.
- Contribution à l'étude cytologique du calcaire. Quelques formations calcaires du conjonctif chez les Gastéropodes. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 1924, **58**, 331-378.
- Contributions à l'étude cytologique du calcaire. IV. La variété chez les animaux. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 1928, **61**, 21-50.
- Les formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants et le problème de leur déterminisme. *Biological Reviews*, 1927, **2**, 365-393.
- Le polymorphisme du calcaire, problème biologique. *Ann. et Bull. Soc. Roy. Sc. Méd. Nat. Bruxelles*, 1930, 31-41.
- PREYER (W.). — Die Schwefelsäureausscheidung bei Meeresschnecken. *Naturw. Wochenschrift. Berlin*, 1890 **5**, 481-482.
- PRZYLECKI (J.). — L'excrétion ammoniacale chez les Invertébrés dans les conditions normales et expérimentales. *Arch. Int. Physiol.*, 1922-23, **20**, 45-51.
- PUTZEIS (M.) et Van de WALLE. — Influence des ions calcium sur l'électro de l'hémocyanine d'*Helix pomatia*. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1938, **20**, 3100-3112.
- QUAGLIARIELLO (G.). — Das Blut der wirbellose Tiere. IV. Mollusken, in *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (H. Winterstein), vol. 1, physiol. d. Körpersäfte, 1 vol., 1456 p., G. Fischer, éd., Iéna, 1925.
- QUINTON (R.). — L'eau de mer milieu organique. Paris, 1904, 340 p.
- RABL (H.). — Ueber Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden. *Sitz. ber. d. k. Akad. d. Wiss, zu Wien*, 1900, **109**, 3.
- RABUTEAU (A.) et PAPILLON (P.). — Observations sur quelques liquides de l'organisme des poissons, des crustacés et des céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1873 **77**, 135-138.

- RAFFY (Mlle A.). — Recherches sur le métabolisme respiratoire de Poïkilohermes aquatiques. *Ann. Inst. Océan.*, 1933, **13**, 259-294.
- Intensité respiratoire des Gastéropodes d'eau douce dans l'air et dans l'eau. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, 607-609.
- RAFFY (Mlle A.) et FISCHER (P.-H.). — Influence de la suroxygénation de l'atmosphère sur le milieu intérieur d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, 15-17.
- RANSON (G.). — Note préliminaire sur le verdissement des Huitres. *Bull. Soc. Zool. France*, 1924, **44**, 330-334.
- RASSBACH (R.). — Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teimuschel (*Anodonta cellensis*). *Zool. Anz.* 1912, **39**, 35-38.
- RAWITZ (B.). — Ueber den feineren Bau der hinteren Speicheldrüsen der Cephalopoden. *Arch. f. mikrosk. Anatomie* 1892 **39**, 596-611.
- REDFIELD (A. C.). — The absorption spectra of haemocyanin solutions. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1929, **90**, fasc. du XIII^e Congrès Internat. de Physiol., Boston.
- The absorption spectra of some blood and solutions containing haemocyanin. *Biol. Bull.*, 1930, **58**, 150-175.
- The haemocyanin. *Biol. Rev.*, 1934, **9**, 175-212.
- REDFIELD (A. C.), COOLIDGE (T.) and MONTGOMERY (H.). — The respiratory proteins of the blood. II. The copper-combining ratio of oxygen and copper in some bloods containing haemocyanin. *Journ. of Biol. Chem.*, 1928, **76**, 197-205.
- REDFIELD (A. C.) and HURD (A. L.). — The respiratory function of the haemocyanins. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1925, **11**, 152-157.
- REDFIELD (A. C.) and INGALLS (E. N.). — The effects of salts and hydrogen ion concentration upon the oxygen dissociation constant of the haemocyanin of *Busycon canaliculatum*. *Journ. cell. and comp. Physiol.*, 1932, **1**, 255-275.
- RÉMY (P.). — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. 1 vol. in-8, 222 p., 8 pl., Nancy 1925.
- ROCHE (J.). — Recherches sur quelques propriétés physico-chimiques des hémocyanines du Poulpe et de la Limule. *Arch. Phys. Biol.*, 1930 **7**, 207-220.

- Recherches sur les propriétés physicochimiques des hémocyanines. II. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1932, **14**, 1032-1043.
- La composition élémentaire des hémocyanines et leur spécificité. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **114**, 1190-1192.
- Recherches sur la composition en acides aminés des pigments respiratoires des Invertébrés (hémocyanines, hémérythrine, chlorocruorines, érythrocrurines). *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1934, **16**, 769-778.
- La composition des hémocyanines et de l'hémérythrine du Siponcle. *Skand. Arch. f. Physiol.*, 1934, **69**, 87-96.
- Essai sur la biochimie générale et comparée des pigments respiratoires. 1 vol. 170 p., Masson et Cie, édit., Paris 1935.
- ROCHE (G. et J.). — Recherches sur la composition en acides aminés des pigments respiratoires des Invertébrés (hémocyanines, hémérythrine, chlorocruorines, érythrocrurines). *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1934, **116**, 769-778.
- ROCHE (J.) et DUBOULOZ (P.). — Etude de la constitution des hémocyanines et des hémérythrine au moyen de leur spectre ultra-violet. *C. R. Ac. Sc.*, 1933, **196**, 646-648.
- Recherches sur les propriétés physicochimiques des hémocyanines. III. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1933, **15**, 954-967.
- ROCHE (J.) et MORÉNA (J.). — Sur le spectre de l'hélicorubine et de l'oxyhélicorubine. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, 1215-1217.
- Sur l'oxydation et sur la réduction de l'hélicorubine. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, 1218-1220.
- ROCHE (J.) et MOURGUE (M.). — Recherches sur les globines. Teneur en leucine, en valine et en alanine et spécificité des pigments respiratoires (hémoglobines sanguines et musculaires, érythrocrurines et hémocyanines). *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1941, **23**, 1329-1338.
- ROHMANN (W.). — Einige Beobachtungen über die Verdauung der Kohlehydrate bei Aplysien. *Centralbl. f. Physiol.*, 1899, **13**, 156-162.
- ROOT (R. W.). — The combination of carbon monoxide with haemocyanin. *Journ. of biol. Chem.*, 1934, **104**, 239-244.
- ROSE (W. C.) et BODANSKY (M.). — The occurrence of copper in marine organisms. *Journ. of Biol. Chem.*, 1920, **44**, 199-210.

- ROTH (H.) et ROTH (H.). — Zur Kenntniss des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von *Helix pomatia*. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 1929, **135**, 357-427.
- SCHACK (J.). — The effect of oxygenation and reduction on the equilibrium of haemocyanin with acid and bases. *Journ. of Biol. Chem.*, 1935, **109**, 383-394.
- SCHIEMENZ (S.). — Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. *Mitteilungen der zool. Station Neapel*, 1884 **5**, 509-543.
- SCHLOSSBERGER (P.). — Ueber das Blut der Cephalopoden. *Ann. der Chemie und Pharm.* 1857. **102**, 86-91.
- SCHMITZ (A.). — Zur Struktur der Häemocyanine. I. Ueber die Isolierung des « Häemocuprin » genannten Kupferkomponente von Häemocyanin. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1931, **194**, 232-274.
- Zur Struktur der Häemocyanine. II. Ueber die Reaktionsvorgänge bei der Isolierung des Häemocuprins. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1931, **196**, 71-77.
- SCHNEIDER (E. R.). — Der Baustil der Muschelschale erklärt durch das Wachstum. *Zeitschr. Wiss. Biol. Abt. A. Morphl. u. ökol. Tiere*, 1927, **9** (5), 681-709.
- SCHONLEIN (O.). — Ueber Säuresekretion bei Schnecken. *Zeitschr. f. Biol.*, 1898, **36**, 523-548.
- SCHULZ (N.). — Ueber das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken. *Zeitschr. f. allgem. Physiol.*, 1903, **3**, 91-130.
- SELLIER (J.). — Recherches sur les ferments protéolytiques des Invertébrés. *Thèse Sc. Nat., Paris*, 143 p., 8 graphiques, 1910-1911.
- SEMICHON (L.). — Sur les cellules vésiculeuses d'*Anomia ephippium*. *L. C. R. Ac. Sc.*, 1929, **188**, 86-87.
- Sur une matière qui accompagne le glycogène dans les cellules vésiculeuses des Mollusques lamellibranchés. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, **111**, 785-787.
- Variations du glycogène et d'une matière qui l'accompagne, pendant l'activité et pendant le jeûne, chez les Escargots. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, 774-776.
- SEMON (R.). — Ueber den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. *Biol. Centralbl.*, 1890, **9**, 80-93.
- SEVERY (H. W.). — The occurrence of copper and zinc in certain marine animals. *Journ., of Biol. Chem.*, 1923, **55**, 79-85.

- SOLGER (B.). — Zur Kenntnis der Chromatophoren der Cephalopoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1898, **53**, 220-227.
- SORBY (H. C.). — On the evolution of Haemoglobin. *Quart. Journ. microsc. Science*, 1876, **16**, 77-85.
- SOUTERBICQ (J.). — Sur le taux de l'ammoniaque dans les liquides du milieu intérieur de quelques Invertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 453-455.
- STEDMANN (E.) et STEDMANN (E.). — Haemocyanin. *Biochem. Journ.*, 1925, **19**, 544 ; 1926, **20**, 938 et 949 ; 1927, **21**, 533 ; 1928, **22**, 889.
- The Oxygen Dissociation Curve of Haemocyanin from the Snail (*Helix pomatia*) in dialysed Solution. *Biochem. Journ.* 1928, **22**, 889-901.
- STERN (K.). — Ueber die Katalytische Aktivität von Häminkomplexen. *Zeitschr. physiol. Chem.*, 1933, **215**, 35-46.
- STROHL (J.). — Die Exkretion der Mollusken. *Handb. der vergleich. Physiol.* (Winterstein), 1913-14.
- SVEDBERG (T.) and CHIRNOAGA (E.). — The molecular weight of haemocyanin. *Journ. Amer. Chem. Soc.*, 1928, **50**, 1399-1411.
- SVEDBERG (T.) and ERIKSON (I. B.). — The molecular weight of the haemocyanin of *Octopus vulgaris*. *Journ. Amer. Chem. Soc.*, 1932, **54**, 4730-4738.
- SVEDBERG (T.) and HEYROTH (F.). — The influence of the hydrogen ion activity upon the stability of the haemocyanin of *Helix pomatia*. *Journ. Amer. Chem. Soc.*, 1920 **51**, 550-561.
- TIMOND-DAVID (J.) et CERESOLA (G.). — Influence du sexe sur les lipides de quelques Mollusques marins. *C. R. Acad. Sc.*, 1935, **201**, 853-854.
- TURCHINI (J.). — Etude histologique de la poche du noir des Céphalopodes dibranchiaux. *Arch. Anat. Micr.*, 1922, **43**, 157-165.
- Les cellules à concrétions puriques du tissu conjonctif des Mollusques. *C. R. du XII^e Congrès International de Zoologie, Lisbonne*, 1935, 356-258.
- TRUSZKOWSKI (R.) et CHAJKINOVONA (S.). — Nitrogen Metabolism of certain Invertebrates. *Biochem. Journ.*, 1935, **29**, 2361-2365.
- USKIN (N.). — Essai de coloration vitale du tissu conjonctif et du sang de l'Anodonte. *Bull. Inst. Rech. Biol. Perm.*, 1928 (1), 31-33.
- VEGEZZI (M.). — Recherches sur quelques pigments des Invertébrés. *Thèse Doct. ès Sc.*, Fribourg (Suisse), 1916.

- VIGELIUS (W.). — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sog. Pankreas der Cephalopoden. *Verh. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, Deel 22, 1881 (cit. *Biol. Centralbl.*, 1881, **2**, 173).
- Ueber das sog. Pankreas der Cephalopoden. *Zool. Anzeiger*, 1881, **4**, 431-433.
- VINCENT (D.). — L'acétylcholine et son rôle dans l'organisme animal. *Thèse Sciences*, 205 p., Lyon, 1938.
- VINCENT (D.) et JULLIEN (A.). — La teneur en acétylcholine du cœur des Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 334-336.
- Contribution à l'étude de la cholinestérase chez les Invertébrés. La cholinestérase de l'hémolymphe des Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 628-630.
- L'activité cholinestérasique des extraits myocardiques chez les Mollusques. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 631-633.
- Richesse de la glande à pourpre des Murex en esters de la choline. *C. R. Soc. Biol.*, 1938, **127**, 1506-1508.
- VLADESCO (B.). — Recherche sur la présence et le rôle du zinc chez les animaux. *Thèse Sciences*, 102 p., Paris, 1921.
- VLÈS (F.). — Sur l'absorption des rayons visibles du sang de Poulpe. *C. R. Ac. Sc.*, 1913, **158**, 802-804.
- VOINOV (V.). — La pigmentogenèse chez les larves de *Simulium*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 1928, **67**, 223-258.
- VOIT (C.). — Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1860, **10**, 470-475.
- Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. 4. Ueber Blut und Parenchymsaft. *Zeitschr. für Wiss. Zool.*, 1860, **10**, 488.
- VULPIAN (P.). — Sur la présence de cristaux d'oxalate de chaux dans la tige cristalline de la Moule (*Mytilus edulis*). *C. R. Soc. Biol.*, 1867 (4), **4**, 115-116.
- WAELE (A. de). — Le sang d'*Anodonta cygnea* et la formation de la coquille. *Mém. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.*, 1930, **10**, 1-51.
- WANG-TAI-SI. — Recherches sur le cuivre, le fer, le manganèse et le zinc chez les Mollusques. *Thèse Sciences*, 130 p., Paris, 1928.
- WETZEL (G.). — Die organischen Substanzen der Schalen von *Mytilus* und *Pinna*. *Hoppe Seyl. Z.*, 1900, **29**, 386-410.
- WILLARD (J. T.). — On the occurrence of copper in oysters. *Journ. Amer. Chem. Soc.*, 1908 **30**, 902-904.

- WINTERSTEIN (H.). — Zur Kenntniss der Blutgase wirbelloser Seetiere. *Biochem. Zeitschr.*, 1900, **19**, 384-389.
- WITTING (E.). — Ueber das Blut einiger Crustaceen und Mollusken. *Zeitschr. für prakt. Chemie*, 1858, **73**, 121-132.
- WOLF (G.). — Die physiologische Chemie der nephridialen Stickstoffausscheidung bei *Helix pomatia* unter besonderer Berücksichtigung der Einflüsse des Sommer und Winterstoffwechsel. *Zeitschr. für vergleich. Physiol.*, **19**. Cité d'après Delaunay.
- WOLF-HEIDEGGER (G.). — Der Kohlenhydratstoffwechsel der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) unter der Einwirkung von Insulin und Adrenalin. *Biochem. Zeitschr.*, 1935, **279**, 55-63.
- YONGE (M.). — The Digestive Diverticula in Lamellibranchs. *Trans. Roy. Soc. Edimburg*, 1926, **54** (3), 703-718.
- The Disappearance of the Crystalline Style. *Nature*, 1926, **117**, 691-692.
- The Crystalline Style of the Mollusca and a Carnivorous Habit cannot normally co-exist. *Nature*, 1930, **125**, 444-445.
- YUNG (R.). — Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot. *Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers*, publiés par l'Acad. Roy. de Bruxelles, 1888, **49**, 1-116.
- ZIESE (W.). — Ueber die Einwirkung von Fermenten des Magensaftes von *Helix pomatia* und solche des Gerstenmalzes auf Celluloseglykoläther. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1931, **203**, 87-115.
- ZILL (R.). — Die subepithelialen Hautdrüsen von *Helix pomatia* und einigen anderen Landgehäuseschnecken. *Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. Gesch.*, 1924, **71**, 102-109.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.	9
CHAPITRE 1. — Les Glucides.	15
CHAPITRE II. — Les Lipides.	33
CHAPITRE III. — Les Protides.	43
CHAPITRE IV. — Oxydations et Réductions.	67
CHAPITRE V. — Les Pigments.	107
CHAPITRE VI. — Les Ions.	113
CHAPITRE VII. — L'eau et la pression osmotique.	129
CHAPITRE VIII. — L'équilibre acide-base.	137
CHAPITRE IX. — Calcification.	143
CHAPITRE X. — Les médiateurs neuro-chimiques.	153
CONCLUSIONS.	161
BIBLIOGRAPHIE.	165

TABLE DES MATIÈRES

IMPRIMERIE
BOSC FRÈRES, M. & L. RIOU
42, QUAI GAILLETON, 42
LYON

